This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

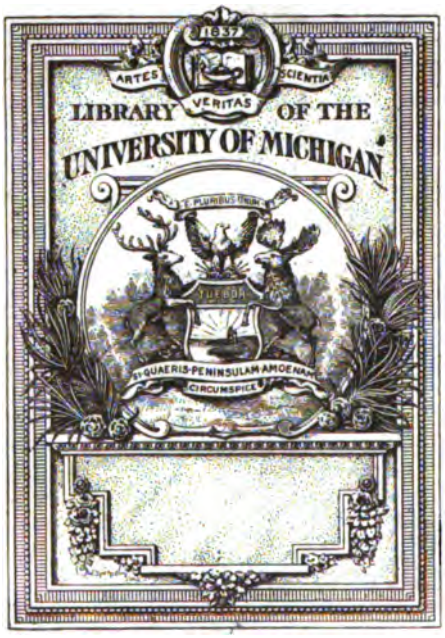
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

BUHR B

a39015 00004691 5b


1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE

SCIENCE LIBRARY
QL
605
.J22

DIE WIRBELTIERE

Eine Übersicht
über die fossilen und lebenden Formen

von

Max Johannes
Dr. Otto Jaekel
Professor an der Universität Greifswald

Mit 281 Abbildungen im Text

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
W 35 Schöneberger Ufer 12 a
1911

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1911, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin.

Vorwort

Eine fernere Trennung der Wissenschaften der fossilen und der lebenden Tiere ist mit unseren Anschauungen über die Entwicklung des organischen Lebens nicht mehr in Einklang zu bringen. Die Notwendigkeit, die Ergebnisse der bisher getrennten Wissenschaften miteinander vergleichen und vereinen zu können, heischt auch im System eine Lösung. Wenn ich einen Versuch, die traditionelle Mauer zu übersteigen und einen Überblick über das ganze Gebiet zu erlangen, mit dem großen und formenreichen Stamm der Wirbeltiere begann, so hoffe ich damit einerseits einem hier besonders zutage getretenen Bedürfnis entgegenzukommen, andererseits aber bei der Größe dieses Gebietes und der vielseitigen Komplikationen seines fast unübersehbaren Inhaltes auf eine nachsichtige Aufnahme des Buches hoffen zu dürfen.

Besonderen Wert habe ich auf die Abbildungen gelegt. Eine klare Abbildung besagt mehr als zehn Seiten Text, und das Buch soll in erster Linie einen bequemen Überblick schaffen. Ich habe mich besonders bemüht, das paläontologische Material durch neue Zeichnungen so klar zu stellen, daß es für den Zoologen und Anatomen wünschenswerte Aufschlüsse zum Vergleich mit den lebenden Formen und zur Klärung stammesgeschichtlicher Fragen liefert und eine Auswahl von Nachbildungen anderer Darstellungen wesentlich von diesem Gesichtspunkt getroffen. Von den lebenden Wirbeltieren sind zwar gute Abbildungen leichter zu beschaffen, aber auch wohl den meisten Forschern, namentlich aber dem weiteren Kreise von Interessenten nicht so leicht zugänglich, daß ihre reichliche Darbietung nicht willkommen sein dürfte. Den Herren Prof. Matschie und Dr. Pappenheim am Berliner zoologischen Museum bin ich für freundliche Hilfe bei der Auswahl von Figuren lebender Säugetiere und Knochenfische zu besonderem Danke verpflichtet. Der Verlagsbuchhandlung aber wird der Leser mit mir dankbar sein, daß sie die Mittel für die Herstellung der zahlreichen Figuren uneingeschränkt zur Verfügung stellte.

22 1730

Inhalt.*)

Seite

Vorwort III
Einleitung 1
Umfang des Wirbeltierstammes 8
Zurechnung der Tunicaten
Einteilung der typischen Wirbeltiere
Die geologischen Zeiträume 16

1. Unterstamm Protetrapoda . . . . . 17—24
Klasse **Tunicata** 17
Ordnung Appendiculati 19
„ Ascidii 20
„ Salpi 22

2. Unterstamm Eotetrapoda . . . . . 25—99
I. Klasse **Malacostomata** 29
1. Unterklasse Palaeostraci 31
Ordnung Heterostraci 32
„ Goniaspidi 33
„ Anaspidi 37
„ Pterichthyi 37
2. Unterklasse Cyclostomata 38
Ordnung Palaeospondyli 39
„ Hypospondyli 39
„ Myxini 40
„ Petromyzontes 40
3. Unterklasse Leptocardia 41
II. Klasse **Hypostomata** 43
1. Unterklasse Placodermata 44
Ordnung Ptychostei 46
„ Coccostei 47
2. Unterklasse Chondrostei 49
Ordnung Sturioni 51
„ Polyodonti 51

*) Um diese Inhaltsangabe übersichtlich zu erhalten, sind Unterordnungen nicht aufgeführt und die phylogenetischen Bezeichnungszusätze wie „Neben"klasse, „Haupt"ordnung usw. fortgelassen. Klassen sind also hier ebenso wie Ordnungen nur als solche bezeichnet.

Seite

3. Unterklasse Placodea 51
Ordnung Holocephali 52
„ Selachii 55

III. Klasse **Teleostomata** 66
1. Unterklasse Proostea 70
2. Unterklasse Holostea 73
Ordnung Cyclolepidoti 75
„ Dipnoi 77
„ Osteolepidoti 79
„ Polypteri 80
„ Heterocerci 80
„ Platysomi 81
„ Lepidostei 82
„ Pycnodonti 83
„ Belonostomi 84
„ Amii 84
„ Eugnathi 85
„ Belonorhynchi 86
3. Unterklasse Teleostea 87
Ordnung Malacopteri 88
„ Ostariophysi 89
„ Apodes 91
„ Symbranchii 91
„ Haplomi 92
„ Heteromi 92
„ Catosteomi 93
„ Anacanthini 95
„ Acanthopteri 95
„ Opisthomi 98
„ Pediculati 98
„ Plectognathi 98

3. Unterstamm Tetrapoda . . . . . 100—245
I. Klasse **Hemispondyla** 106
Ordnung Branchiosauri 109
„ Plagiosterni 109
„ Sclerocephali 110
„ Acanthostomi 114
„ Trematocephali 114

II. Klasse **Miosauria** 115
1. Unterklasse Microsauria 117
Ordnung Haplosauri 118
„ Urosauri 118
„ Aistopodi 119
„ Nectridei 119
2. Unterklasse Cotylosauria 121
Ordnung Pareiasauri 122
„ Datheosauri 124

Seite

III. Klasse **Amphibia** 126
?Ordnung Lysorophi 127
Ordnung Gymnophioni 128
„ Urodeli 129
„ Anuri 130

IV. Klasse **Reptilia** 131
1. Unterklasse Archaeosauria 136
Ordnung Gephyrostegi 137
„ Procolophonii 138
„ **Mesosauri** 139
„ Ichthyosauri 140
2. Unterklasse Holosauria 141
Ordnung Protorosauri 142
„ Rhynchosauri 146
„ Champsosauri 147
„ Sauropterygii 147
„ Placodonti 150
„ Lyognathi 152
3. Unterklasse Hyperosauria 155
Ordnung Dinosauri 157
„ Loricati 162
„ Pterosauri 165

V. Klasse **Aves** 167
1. Unterklasse Archornithes 170
2. Unterklasse Neornithes 170
Ordnung Odontolcae 174
„ Alectromorphae 175
„ Ratitae 175
„ Pelargomorphae 177
„ Colymbomorphae 178
„ Coraciomorphae 179

VI. Klasse **Paratheria** 180
Ordnung Therapsidi 182
„ Testudinati 183
„ Anomodonti 189
„ Theriodonti 193
„ Monotremati 195

VII. Klasse **Mammalia** 197
1. Unterklasse Miotheria 204
Ordnung Haplodonti 204
„ Multituberculati 207
„ Diprotodonti 209
2. Unterklasse Mesotheria 209
Ordnung Insectivori 209
„ Chiropteri 211
„ Galeopitheci 213
„ Prosimiae 213
„ Simiae 216

Seite

Ordnung Bimani 218
„ Rodentii 221
„ Tillodonti 223
„ Xenarthri 224
„ Pholidoti 226
3. Unterklasse Holotheria 227
Ordnung Carnivori 227
„ Cetacei 230
„ Diungulati 232
„ Tubulidentati 237
„ Ungulati 237
„ Sirenii 245

Das System ist uns heute nicht mehr wie zu Linnés Zeiten das Endziel naturwissenschaftlicher Forschung, sondern ein notwendiges Übel, ein praktisches Bedürfnis vor allem für das Gedächtnis, das sich für die Einzelheiten in der Menge Kategorien schaffen muß, um den Überblick nicht zu verlieren. Was uns heute in seiner ganzen Bedeutung zum Bewußtsein gekommen ist, und alles andere in der Wissenschaft nur als Mittel zum Zweck erscheinen läßt, ist die Klarlegung der stammesgeschichtlichen Entwicklung. In ihr ist alles enthalten, für sie ist jedes Einzelne bedeutsam, aus ihren Problemen ergibt sich die leitende Fragestellung für die Behandlungsweise jedes biontologischen Stoffes. Das System ist eine Ausdrucksform der Stammesgeschichte, und manche meinen wohl heute noch Stammesgeschichte und System so in Einklang bringen zu können, daß aus ihrer Kongruenz ein „natürliches System" resultiere. Aber ein System kann nicht natürlich sein, da die natürlichen Fäden der Verwandtschaft keine präzisen Abgrenzungen erlauben. In der sogenannten Logik des Systems liegt seine Unnatur.

Das Ideal des Systems ist eine kurze Definition der Abteilungen, eine scharfe Gegenüberstellung der Unterabteilungen, und dem formalen Schönheitsbedürfnis des Systems entspricht eine möglichst gleichmäßige Abwägung des Inhaltes der gegensätzlichen Abteile. Mit dem letzten Postulat hat man zuerst gebrochen. Indem Haeckel z. B. *Amphioxus*, die einzelne Form, als *„Acrania"* allen übrigen Wirbeltieren, den *„Craniota"* gleichwertig gegenüberstellte, stieß er zwar die Systematiker vom alten Schlage arg vor den Kopf, aber er glaubte wenigstens damit den natürlichen Entwicklungswegen gerecht geworden zu sein. Auch andere haben sich nicht gescheut, dem morphologischen Prinzip jede andere Rücksicht zu opfern. Indem z. B. Edw. Cope innerhalb der *Cranioten* dem Besitz oder Mangel eines Unterkiefers die größte Bedeutung zumaß, stellte er die *Cyclostomen* und einige fossile Fische als *„Agnatha"* allen übrigen als *„Gnathostomata"* gegenüber. Das waren

Übertreibungen des Wertes anatomischer Auffassungen, die sich mit dem System nicht vertrugen und die schließlich einen geradezu chaotischen Zustand des Systems eingeleitet haben. Die ältere Auffassung, daß die *Cyclostomen* von Hause aus keinen Unterkiefer besaßen, ist unhaltbar geworden, er ist bei ihnen nur verkümmert; bei alten Fischformen, denen Bashford Dean noch kürzlich den Unterkiefer absprach, ist er ohne Frage nachweisbar. Es war also mindestens sehr voreilig, auf eine morphologische Auffassung eine systematische Einheit aufzubauen, die nun wie ein Kartenhaus zerfällt. Davor sollte und muß ein System sichergestellt sein. Wie man unreife Hypothesen nicht gleich einem breiten Publikum auftischen soll, so darf man auch unklare stammesgeschichtliche Ideen nicht gleich in ein „System" formen. Die Neigung vieler Phylogenetiker, jede entwicklungsgeschichtliche Auffassung durch eine Änderung des Systems zu besiegeln, hätte dem letzteren allein schon jeden festen Halt nehmen müssen, aber das Unheil ist dadurch noch wesentlich verschärft worden, daß sich diese neueren systematischen Versuche auf ganz verschiedenen Wegen selbständig nebeneinander her bewegten.

Die unselige Trennung der fossilen von den lebenden Organismen hat sich auch auf das System erstreckt, trotzdem dieses letztere nach der Auffassung aller auf der Stammesgeschichte beruhen soll. Aber dem Zoologen, dem Embryologen, dem Anatomen sind eben andere Momente maßgebend wie dem Paläontologen, und so macht jeder sein System, ohne auf das Arbeitsmaterial des anderen volle Rücksicht zu nehmen. Verschiedene Autoren wie Flower, Weber haben sich in ihren Systemen der Säugetiere bemüht, das fossile Material wenigstens nebenbei zu erwähnen oder gar systematisch zu berücksichtigen, dasselbe haben Cope, Zittel, W. K. Gregory u. a. vom paläontologischen Standpunkt in einzelnen Abteilungen versucht und ihre dabei gewonnenen Prinzipien auf das lebende Material auszudehnen gesucht, aber einheitliche gleichsinnige Bearbeitungen fossiler und lebender Formen gibt es noch kaum, ebenso wie, wenigstens in Europa, noch allgemein die lebenden Formen und ihre ausgestorbenen Vorfahren gewissenhaft auf verschiedene Museen verteilt werden: die lebenden Bären und Rhinozeronten in das eine, die diluvialen und tertiären in ein anderes, damit man nur ja nicht in Versuchung gerate, beide miteinander zu vergleichen und Beobachtungen an den einen zur Beurteilung der anderen zu verwerten! —

Es ist unleugbar, daß die fossilen Formen größtenteils nur mangelhaft bekannt sind, und daß es recht schwierig ist, sich ein eigenes Urteil über solche oft nur als Unika bekannte Formen zu bilden. Andererseits ist die Arbeit des Paläontologen an sich schon so unsag-

bar mühsam und zeitraubend, daß er sich mit der meist sehr großen Menge der lebenden Formen schwer abfinden kann und es daher selten wagt, auch über die rezenten Formen ein abschließendes Urteil zu fällen. Geschieht es aber wirklich hier und da, so pflegen sich die Zoologen und namentlich die Museumsbeamten als die Hauptvertreter der Systematik solchen Vorschlägen von paläontologischer Seite gegenüber schon deshalb ablehnend zu verhalten, weil die Repräsentanten der ausgestorbenen Abteilungen gar nicht in ihr Departement gehören.

So haben wir heute nebeneinander zoologische, auf sehr verschiedenen didaktischen, morphologischen oder embryologischen Gesichtspunkten aufgebaute Systeme und paläontologische, die nur nebenher das lebende Material berücksichtigen. Daß dies auf die Dauer ein unhaltbarer Zustand ist, wird allgemein empfunden, aber die Hindernisse und Schwierigkeiten seiner Abstellung haben uns bisher von einer einheitlichen Behandlung des unbestritten einheitlichen Stoffes abgehalten. Wenn ich den Versuch wage, gerade auf dem äußerst komplizierten Gebiet der Wirbeltierkunde eine gleichsinnige Übersicht über die lebenden und ausgestorbenenen Klassen und Ordnungen zu geben, so liegt das zunächst daran, daß hier das Bedürfnis nach einer Klärung am meisten empfunden wird. Aber auch zufällige praktische Momente sprachen für einen solchen Entschluß. Die Absicht, in der von mir geplanten Stammesgeschichte der Tiere die Darstellung der Wirbeltiere durch eine allgemeine Besprechung ihrer Organisation einzuleiten, nötigt mich, die systematischen Namen, die ich darin anwenden muß, vorher zu erläutern. Würde ich nun ein solches System dem ersten Heft unserer Stammesgeschichte einfügen, so würde ich dadurch die anderen Mitarbeiter an diesem Teile und mich selbst für das ganze Werk auf dieses System und damit auch auf eine Stammesgeschichte im voraus festlegen. Das erscheint nicht angängig, und so entschloß ich mich im Einvernehmen mit der Verlagsbuchhandlung der „Stammesgeschichte", eine kurz gefaßte Übersicht über die Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere voranzuschicken. Hierauf kann ich mich dann berufen, ohne meine Mitarbeiter und mich selbst für die ganze Folge unserer stammesgeschichtlichen Darlegungen endgültig zu binden. Der vorliegende Versuch wird naturgemäß zunächst mangelhaft ausfallen, aber wie ich hoffe, viele Anregungen zu Verbesserungen hervorrufen und hierdurch unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete in rascherem Tempo erweitern, sodaß auch dadurch ständige Änderungen dieses Systems unausbleiblich werden. — Noch einige Worte über den Versuch der Durchführung.

Je mehr in unseren Kenntnissen die Stammesgeschichte an Zusammenhang gewinnt, umso aussichtsloser ist es, scharfe systematische Kategorien abzugrenzen. Das ist für die Stammesgeschichte höchst erfreulich, aber es wäre der Tod jedes Systems, wenn die historische Entwicklung immer gerade (orthogenetische oder besser „engenetische") Wege ginge, und wenn nicht einige Umstände den systematischen Abgrenzungen zugute kämen.

Wenn Formen ihre Lebensweise durch äußere Momente bedingt änderten, oder wenn einzelne Spezialisierungsprozesse tiefgehende Spannungen in der Harmonie der Teile bewirkten, dann erfolgen aus Jugendstadien heraus Umschläge der Organisation, mehr oder weniger plötzliche Änderungen der Entwicklung, die ich als Metakinese bezeichnet und begründet habe[1]). Solche Änderungen schaffen scharfe Grenzen. Auch da, wo sich die Umbildungen etwas langsamer und ungleichmäßig in großem Kreise vollzogen, sind die neu entstandenen Typen als Versuchsformen neuer Korrelationsverhältnisse arm an Individuen und Arten und deshalb auch äußerst selten fossil erhalten.

Neue, aus Jugendstadien entsprungene Formenkreise sind also in der Regel scharf gegen ihre Vorfahren abgegrenzt und deshalb systematisch gut zu sondern. Wenn aber, wie es hier und da geschah, die Umbildungen ruckweise oder in mehreren Formenreihen nebeneinander erfolgten, so können solche Versuchs- und Übergangsformen erhalten sein. Sie sind dann meist sehr verschiedenartig, da die alte Korrelation in die Brüche ging, und neue Harmonien noch keine traditionelle Konstanz erlangten. Würde man nun solche in wesentlichen, später ganz konstanten Organisationsverhältnissen weit aberrierenden Formen ebenso bewerten, wie die festen Rahmen der Organisation der großen Massen späterer Generationen, so würden wir weder ein klares Bild der Stammesgeschichte noch des Systems bekommen können. Eine rein formelle morphologische Verwendung solcher Typen im System ist also nicht angängig. Mit scharfen Grenzen und logischen Gegensätzen ist über solche Hindernisse nicht hinwegzukommen. Wenn aber das System einen lediglich praktischen Zweck verfolgt, und uns eine Übersicht über die großen Züge der Stammesgeschichte und den Grad der Verwandtschaft bieten soll, dann hindert uns doch nichts, jene Übergangsformen als solche auch im System gesondert zu behandeln, indem wir den systematischen Abteilungen solche Versuchs- oder Vorformen vorausschicken und durch einen Zusatz als extravagante Vertreter der Abteilung kennzeichnen.

---

[1]) Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwickelung. G. Fischer, Jena 1902.

Dasselbe gilt von den letzten Dekadenten. Auch ihre Organisation geht schließlich aus Rand und Band und keine Definition will mehr für sie passen. Sollen wir auch sie morphologisch den großen Abteilungen gleichstellen? Sollen wir wenigen Ausnahmen zu Liebe die wichtigsten Kennzeichen der großen Masse aus deren Definition fortlassen? Diese Dekadenten verhalten sich gegenüber dem Stamme wie einzelne pathologische Individuen innerhalb der Art. Wie wir auch diese im Artbegriff unberücksichtigt lassen, so können wir auch jene dekadenten und aberranten Typen dem System nebenbei ausschließen, ohne sie in der Definition und Gliederung der Stämme maßgeblich zu berücksichtigen. Es genügt den Definitionen ein „bei normaler Ausbildung" oder dergleichen einzufügen, um jene Formen trotz ihrer Abweichungen ihren natürlichen Verwandtschaftskreisen einordnen zu können.

Schwieriger läßt sich in der Definition zum Ausdruck bringen, daß ein wichtiges Merkmal einer Abteilung sich erst innerhalb derselben ausbildet. Es kann schließlich zu dem wichtigsten Kennzeichen des ganzen Formentypus werden, und deswegen in dessen Definition nicht übergangen werden, aber es ist nicht ein festes, sondern ein flüssiges, ein werdendes Merkmal und muß auch sprachlich als solches vermerkt werden. Die systematische Verwertung solcher Eigenschaften wird in der Regel erschwert, weil sie sich oft in verschiedenen Abteilungen nebeneinander entwickeln, aber in den Formenreihen der einzelnen auf sehr verschiedener Ausbildungsstufe stehen.

Man tut am besten solche Eigenschaften als genetische besonders hervorzuheben, wie z. B. innerhalb der Klasse der Säugetiere eine fortschreitende Ausbildung des Lebendiggebärens und der Plazentalbildung, oder bei den Knochenfischen einer Verknöcherung der Wirbelkörper, bei den Ganoiden einer Regulierung der Schwanzflossenbildung, bei den Unpaarhufern die Vergrößerung der Mittelzehe. Was von den werdenden Merkmalen gesagt war, gilt ebenso von verschwindenden Eigenschaften, wie z. B. von der Existenz der 2. Gliedmaßenpaare der Wirbeltiere, die wohl hier und da verkümmern, aber deren Existenz trotzdem für den Typus der Wirbeltiere eines der wichtigsten Kennzeichen bleibt.

Unter solchen Konzessionen an die natürliche Stammesgeschichte leidet freilich die Präzision der Definitionen, aber diese sind doch nicht zum Auswendiglernen für Schulkinder, wie Linnés Zahl der Staubgefäße und Stempel, sondern sie sind Hilfsmittel für das Verständnis der für eine Abteilung und ihre Entwicklung wesentlichen Charakterzüge.

Was nun schließlich die Gegenüberstellungen im System betrifft, so ist die Schärfe logischer Gegensätze hier durchaus unnatürlich. Ich kann sagen, es gibt runde und es gibt nichtrunde Tische, wenn ich

aber die letzteren positiv charakterisieren will, z. B. als eckige Tische, so komme ich sofort in Konflikt mit den ovalen. So ist es auch in der Natur. Prinzipiell lassen sich natürlich Gegensätze auf ja und nein formen, aber die Natur spottet solcher Schablonen. Trotz alledem ist dies doch in der Praxis lange nicht so schlimm als es hiernach erscheinen könnte. Die Natur und die Lebensbedingungen sind allerdings so mannigfaltig, daß man meinen könnte, daß die Organismen darauf in der mannigfaltigsten Weise reagieren könnten, aber offenbar stehen einer bestimmten Organisation, wie sie doch in jedem Typus vorliegt, in jedem Falle nur wenige Wege zur Anpassung und Spezialisierung offen. Wie wir in unsern praktischen Utensilien und Maschinen wie z. B. den Luftschiffen oder Dampfern sehr bald auf wenige meist nur einen oder zwei, selten mehrere Typen abkommen, weil eben unter gegebenen Verhältnisse nur wenige Lösungen des Problems gangbar sind, so führen von jedem Punkte doch meist nur einer oder zwei Wege nach Rom. Das ist unser Vorteil auch im System der Organismen. Jede Abteilung zerfällt, abgesehen von etwa vorhandenen Versuchsformen, in der Regel nur in wenige Unterabteilungen, sodaß praktisch in der Regel das zu erreichen ist, was die Systematiker von jeher als Rahmen des Systems wünschten. Die **Richtungen der Entwicklung** charakterisieren sich in der Regel sowohl morphologisch wie auch nach der Menge ihrer Vertreter in eine Hauptreihe und eine oder wenige Nebenreihen. Bringen wir, wo es klar vorliegt, auch diese Momente im System zum Ausdruck, bezeichnen wir also beispielsweise in einer Klasse oder Unterklasse die eine Ordnung als Hauptordnung, die andere als Nebenordnung bezw. als erste oder zweite Nebenordnung, so wird dadurch das System als solches nicht beeinträchtigt, aber der natürlichen Entwicklung in sehr zweckmäßig klärender Weise Rechnung getragen.

Der Gegensatz zwischen Phylogenie und System prägte sich vor allem darin aus, daß die gleichwertigen Abteilungen im System in eine Reihe geordnet wurden, während im Stammbaum eine heterotome Verzweigung als Norm herrschte. Indem wir nun die seitwärts vom Hauptstamme abgezweigten Abteilungen aus der Hauptreihe als Nebenklasse, Nebenordnung usw. herausrücken, und in der serialen Aneinanderreihung den phyletischen Zusammenhang durch fortlaufende Zahlen zum Ausdruck bringen, gelingt es uns, in einfachster Form eine klare Raumtiefe in das System hineinzutragen. Außerdem können wir Phasen der phyletischen Entwicklung als Stufen bezeichnen und damit unmittelbar der Stammesgeschichte Rechnung tragen. Gegebenenfalls können wir eine Vorstufe, Haupt- und Oberstufe unterscheiden. Wir haben nun beispielsweise in einer Klasse folgende Anordnung getroffen:

Erste Stufe eventuell als Unterklasse.
I. Hauptordnung
Iα Nebenordnung
β_1 „
β_2 „
γ „
II. Hauptordnung
III. Hauptordnung
IIIα Nebenordnung
β_1 „
β_2 „
β_3 „
Zweite Stufe als Unterklasse.
IV. Hauptordnung
IVα Nebenordnung
β „
γ „
Dritte Stufe als Unterklasse.
V. Hauptordnung
Vα Nebenordnung
VI. Hauptordnung
$VI\alpha_1$ Nebenordnung
α_2 „
β „

Bei der Einschachtelung der Abteilungen ineinander hat es natürlich keinen Zweck, leere Schachteln zu verwenden, also beispielsweise zu sagen, eine Klasse besteht nur aus einer Unterklasse, diese aus einer Ordnung, diese wieder aus einer Unterordnung, wenn alle diese nur durch eine Familie oder eine noch kleinere Einheit tatsächlich repräsentiert sind. Warum sollen wir nicht unter Umständen eine Familie oder gar einen einzelnen Typus einem groß gewordenen Formenkreise gleichwertig gegenüberstellen, aber dann auch kurz sagen Unterklasse, Gattung usw. Dadurch vereinfacht sich das System doch in durchaus zwangloser und zweckmäßiger Weise.

Die vorher aufgestellten Prinzipien der Kombination systematischer Anordnungen mit der natürlichen Entwickelungsgeschichte habe ich zuerst praktisch ausprobiert bei den *Pelmatozoen*, deren Stammesgeschichte mir jetzt so klar vorzuliegen scheint, daß ich für die obigen Gesichtspunkte einen zuverlässigen Maßstab zu haben glaube. Aus der noch äußerst lückenhaften und vielfach sehr unsicheren Phylogenie der Wirbeltiere hätten sich diese Prinzipien kaum gewinnen lassen. Ich erwähne

das nur, weil ich noch nicht in der Lage war, die Stammesgeschichte der *Pelmatozoen*[1]) zu Ende zu führen und meine Bestimmtheit in jenen theoretischen Fragen aus der Stammesgeschichte der Wirbeltiere allein kaum rechtfertigen könnte.

Das System habe ich bis zu den Ordnungen und Unterordnungen durchgeführt und, wo ich neue Gruppierungen vornahm oder neue Abteilungen einführte, gelegentlich auch Familien oder Gattungen angeführt. Eine kurz gefaßte Übersicht über das Ganze kann natürlich nicht erschöpfend für Spezialisten werden. Unsichere paläontologische Funde habe ich im allgemeinen gar nicht berücksichtigt, um den Wert des sicheren Materiales nicht herabzudrücken. Durch Beigabe vieler Abbildungen, namentlich der weniger bekannten Formen der Vorzeit, hoffe ich, im Verein mit der Verlagsbuchhandlung allen Lesern nützlich zu sein. Der Wunsch, durch die Verschiedenheit der Abbildungen innerhalb der einzelnen Typen ein Gesamtbild ihrer Organisation zu bieten, ließ sich leider auf dem engen Raum nicht durchführen. So bemühte ich mich, wenigstens von den Haupttypen die äußere Form und die phylogenetisch und systematisch wichtigsten Skeletteile zur Darstellung zu bringen. Wo nicht Bezug auf andere Autoren genommen ist, sind die Figuren von mir gezeichnet oder photographiert.

Der Umfang des Wirbeltierstammes

a) Die Zurechnung der *Tunicaten*

Nachdem die Feststellungen Kowalewskys[2]) über die Embryonalentwicklung der *Ascidien* allgemein Anerkennung erfuhren, können wir uns nicht mehr länger gegen die Tatsache sträuben, daß die *Tunicaten* mit den Wirbeltieren verwandt sein müssen. Da man ziemlich allgemein nur mit aufsteigenden Entwickelungsprozessen rechnete, so glaubten freilich viele, daß uns die Niedrigkeit der Organisation der *Tunicaten* dann auch nötige, sie als Urformen des Wirbeltierstammes anzusehen. Das ist aber durchaus unnötig und wäre jedenfalls im höchsten Maße unwahrscheinlich.

Neben den in mehr oder weniger gerader Linie fortschreitenden Entwicklungsprozessen, die ich früher im Anschluß an einen Ausdruck

---

[1]) Verlag von Jul. Springer, Berlin, Band I, 1899.

[2]) A. Kowalewsky: Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. (Mém.) Acad. St. Pétersbourg (7). Tom. X 1866.

Eimers als orthogenetisch bezeichnete und die ich nun wegen verschiedener Mißverständnisse, die die Erweiterung des Eimerschen Begriffs mit sich brachte, als engenetische Prozesse bezeichnen möchte, finden sich unverkennbare Neuerungsvorgänge der phyletischen Entwicklung derart, daß die Deszendenten unter die Entwicklungshöhe ihrer Vorfahren in ganzen oder in einzelnen Organen heruntersinken. Solche auf einer „Epistase", einem Stillstand oder einem fortlaufenden Rückschritt beruhenden Entwickelungserscheinungen möchte ich als miogenetische bezeichnen. Sie gehen natürlich im einzelnen Individuum von dessen Jugend oder Embryonalstadium aus und können um so tiefere Rückschritte bewirken, je früher die hemmenden Momente auf den Organismus einwirken. Engenetische und miogenetische Prozesse gehen im einzelnen Organismus gewöhnlich nebeneinander her, so daß in jedem Typus die Organe auf sehr verschiedener Entwicklungshöhe stehen.

Spannungen in der individuellen Ausbildung der einzelnen Organe können nun in frühen Entwicklungsphasen zu plötzlichen Umgestaltungen führen. Korschinsky verwandte für solche bei Pflanzen von ihm zuerst beobachtete Erscheinungen den leider bereits in der Zoologie verbrauchten Ausdruck Heterogenesis. de Vries schlug für ähnliche Ausschläge die ebenfalls und zwar in der Paläontologie verbrauchte Bezeichnung Mutationen vor. So sah ich mich zu einer neuen Bezeichnung für diese Fälle genötigt und nannte alle diese aus der Ontogenie abzuleitenden Umschläge der individuellen Entwicklung „Metakinesen". Um nun eine Einheitlichkeit in der Bezeichnung dieser Entwicklungsvorgänge durchzuführen, schlage ich vor, solche durchgreifenden Umformungen gegenüber den in ihrer bisharigen Richtung fortschreitenden Prozessen als paragenetische zu bezeichnen. Der Reiz zu solchen Umgestaltungen kann von inneren Momenten (Funktions- und Reizstärkungen, Korrelationsverschiebungen, Störungen einzelner Organe) ausgehen oder in äußeren Umständen eine entscheidende Anregung gefunden haben. Da nun solche Umformungen im Gebiet der Pathologie und der Mißbildungen tatsächlich vorkommen, wie sie von de Vries u. a. auch normal gezüchtet sind, so kommen wir ohne ihre Annahme auch in der Phylogenie nicht mehr aus, wie ich namentlich an der Stammesgeschichte der *Pelmatozoen* zu erweisen suchte, und auch an der Phylogenie der *Tunicaten* exemplizierte. (V. internat. Zool. Kongr. Berlin 1901 Verhandl. S. 1058.) Paragenesen können aufwärts oder abwärts führen, je nachdem ihr Ergebnis dem Organismus als Ganzem Fortschritte sichert oder nicht.

Durch eine dekadente Paragenese schien mir nunmehr die phylogenetische Beziehung der *Tunicaten* zu den Wirbeltieren ihre naheliegende Erklärung zu finden. Wie verschiedene *Arthropoden*-Typen

durch Sessilität tief von ihrer Organisationshöhe heruntersanken und durchgreifende Umformungen erfuhren, so wird vermutlich auch die Sessilität an der Degeneration der *Ascidien* bedeutenden Anteil gehabt haben. Dadurch werden bei ihnen einerseits Organe auf miogenetischem Wege zu atavistisch niederen Stufen zurückgeführt sein, so daß uns ihre Träger jetzt „primitiver" erscheinen als ihre vertebraten Vorfahren und andererseits wird die Miogenese anderen funktionell wichtigen Organen neue Spezialisierungsprozesse ermöglicht haben. Die Vorfahren, der *Ascidien* müssen schon allein wegen ihrer embryonalen Wirbelsäulen-Anlage echte Wirbeltiere gewesen sein, und deshalb müssen wir die *Tunicaten* auch als einen Seitenstamm der Wirbeltiere auffassen.

Bei den sogenannten „*Hemichordata*", dem wurmartigen *Balanoglossus* und seinen enteropneusten Verwandten, ferner *Cephalodiscus* und *Phoronis* scheinen mir noch zu wenig Gründe für eine direkte Beziehung zu dem Wirbeltierstamm zu sprechen, als daß wir hier von denselben mehr als eine Notiz nehmen könnten. Sie scheinen mir zunächst nur für die Frage nach den Vorfahren der Wirbeltiere beachtenswert und werden vielleicht noch eine wichtige Rolle spielen, wenn wir einmal das verwandtschaftliche Verhältnis der episomatiden Vorfahren zu den von dort aus metakinetisch veränderten *Echinodermen* klarer stellen können. Die letzteren haben sich wohl in ähnlicher Weise von den Vorfahren der Wirbeltiere seitlich abgezweigt, wie die *Tunicaten* von deren frühen, aber bereits vertebrat ausgeprägten Entwicklungsphasen. Hier scheiden wir also die letzterwähnten Typen aus.

b) Die Einteilung der typischen Wirbeltiere

Die bisher übliche Einteilung der echten Wirbeltiere in die fünf gleichwertigen Klassen der Fische, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere verband sich mit der Vorstellung, daß alle etwa in gleichem Verhältnis verwandt und die Fische die Vorfahren aller übrigen seien. Nun ist wohl unleugbar, daß die vierfüßigen Landwirbeltiere, die *Tetrapoden*, eine genetische Einheit bilden, aber die Beziehungen der Fische zu den *Tetrapoden* sind trotz aller darauf gerichteten Bemühungen noch durchaus unklar geblieben.

Wie ich schon in einer älteren Schrift[1]) zu begründen suchte, stößt die bisher übliche Auffassung der Fische als Stammformen der *Tetrapoden* auf sehr große Schwierigkeiten. Die Zahl, Form und Stellung der paarigen Gliedmaßen bleibt unverständlich, wenn wir sie von dem

[1]) Über die Stammformen der Wirbeltiere. (Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1896 S. 116.)

Typus der Fische herleiten sollen[1]). Die Schwimmblase der Fische kann nur ein Rudiment aber nicht der primäre Ausgangspunkt der paarigen Lungen sein[2]). Der Schultergürtel sehr primitiver Fischtypen wie *Acanthodes* zeigt einen Bau, der nur als modifizierter Tetrapoden-Schultergürtel verständlich ist[3]). Die Existenz einer wohl ausgebildeten Beckenanlage bei sehr alten Fischformen *(Coccosteidae)* deutet unmittelbar auf eine frühere Ausbildung der hinteren Extremitäten als tragende Gliedmaßen. Die Sonderung einer Halsregion, die nur aus dem Landleben zu verstehen ist, findet sich bei älteren Fischtypen und verschwindet bei den jüngeren mit deren steigender Anpassung an das Wasserleben. Aus diesen und anderen Gründen erscheint es richtiger, die unmittelbaren Vorfahren der Fische in Landwirbeltieren zu suchen, wenn auch keineswegs geleugnet werden soll, daß deren Vorfahren einmal Wasserbewohner waren. Unter einer solchen Voraussetzung erklären sich viele Eigentümlichkeiten niederer Organisation bei den Fischen als frühe und deshalb tiefe Rückschläge zu den Vorfahren des ganzen Wirbeltierstammes.

Daß uns die damit supponierten älteren landbewohnenden Wirbeltiere, wirkliche „*Eotetrapoda*" noch nicht überliefert sind, findet sein Analogon in der äußerst mangelhaften Erhaltung oder dem vollständigen Fehlen anderer sicher vorauszusetzender Landbewohner wie silurischer Insekten und Landpflanzen. Auch sie treten uns wie die *Tetrapoden* erst im Karbon und zwar hier sofort in großer Mannigfaltigkeit entgegen.

Es ist nicht ausgeschlossen, daß verschiedene in ihrer Entwicklung verschieden hoch stehende *Eotetrapoda* zum Wasserleben übergingen, ebenso wie dies später mit zahlreichen Vertretern der Reptilien, Vögel und Säugetiere der Fall war. Würde sich eine solche Möglichkeit begründen lassen, so würde man den Begriff der Fische als stammesgeschichtlicher und systematischer Einheit fallen lassen müssen, wie dies ja auch hier und da schon bezüglich des *Amphioxus* und der *Cyclostomen* angenommen wurde. Zu einer solchen Auffassung scheint mir indes das vorliegende stammesgeschichtliche Material nicht ausreichend. Es scheint vielmehr zweckmäßig, die Fische zunächst weiter als Einheit zu behalten, da ihre Vertreter zum mindesten in den meisten Organisations-

---

[1]) O. Jaekel: Über Bau und Entstehung der paarigen Extremitäten. Sitz.-Ber. der Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1909 S. 719.

[2]) Neue Funde von Placoderm im Devon von Wildungen bestätigen diese Auffassung. Bei zwei neuen *Coccosteiden* finde ich Schwimmblasen erhalten, deren innerer Bau dem der *Dipnoer* ähnelt und daher für ihre Funktion als Lunge spricht.

[3]) Über die Gliederung des primären Schultergürtels von *Acanthodes*. Congrès zoolog. internat. Berlin 1901. G. Fischer. 1902. S. 610.

verhältnissen wesentlich unter den *Tetrapoden* stehen und sich vermutlich von deren Vorfahren abgezweigt haben, lange bevor dieser die Organisationshöhe der *Tetrapoden* erreichten. Andererseits sind unleugbare Beziehungen zwischen verschiedenen Klassen der Fische nachweisbar, Beziehungen, denen man eine phylogenetische Bedeutung nicht wohl absprechen kann.

Im System erweist sich jedenfalls die Zusammenfassung, der Fische aus praktischen Gründen als zweckmäßig und unerläßlich, zumal der habituelle Typus der Fische soviele Kennzeichen gegenüber den *Tetrapoden* bietet, daß deren beiderseitige Definitionen dadurch sehr erleichtert werden.

Die bisherigen Klassen von *Tetrapoden* sind unzweifelhaft phylogenetisch eng miteinander verknüpft, so daß wir sie als einen Unterstamm der Wirbeltiere auffassen und den Fischen als Einheit gegenüberstellen müssen. Die dritte Einheit gegenüber *Tetrapoden* und Fischen bilden dann die *Tunicaten.*

Nach dem Gesagten scheint mir also folgende erste Zerlegung des Wirbeltierstammes angebracht.

A	B	C
Tunicata	*Pisces*	*Tetrapoda*

Die einer solchen Einteilung zugrunde liegenden phylogenetischen Verhältnisse sind nicht ganz einfach darzulegen. Ich möchte zunächst mit der Aneinanderreihung einiger Stufen versuchen, den Entwicklungsgang des Wirbeltierstammes auf Grund seiner historischen Daten in folgender Weise zum Ausdruck zu bringen.

Vorstufe: Bilaterale Episomatiden mit vornständigem Mund, einheitlichem Darmtraktus, mit einem ösophagealen, segmentierten Atemraum, mit paarigen schizopoden Gliedmaßen, einem metameren Nervenlängsstamm und einer mehrteiligen, im Anschluß an die vorderen Sinnesorgane erfolgten, metameren Gehirnbildung. Hiervon gehen aus die

Vertebrata,

und zwar als **erste Stufe:** Weiche nicht erhaltungsfähige und deshalb fossil kaum auffindbare Urformen mit den Eigenschaften der Vorstufe, mit der Reduktion der Gliedmaßen auf zwei Paare, Vergrößerung und Konzentration der vorderen Ganglienpaare zu einem geschlossenen Gehirn, Verlegung des Mundes auf die dem Gehirn abgewendete Seite, die nun zur Ventralseite wird, während Rückenmark und Wirbelsäule, die z. T. zu dessen Schutze dient, dorsal zu liegen kommen. Die auch embryonal

noch seitlich angelegten Gliedmaßen rücken an die untere ventrale Seite. Der Rücken stärkt sich und bildet im Anschluß an den Schutz des Rückenmarks und die Bildung der Myotome und Rippen eine innere Längsstütze als Wirbelsäule.

Von den Etappen dieses normalen und jedenfalls sehr langen Entwicklungsprozesses in der Hauptreihe zweigten sich Wasserformen ab, von denen wohl die überwiegende Mehrzahl spurlos zugrunde gegangen ist. Vermutlich haben sich die *Tunicaten* schon von solchen Typen abgezweigt, indem sie sessil wurden und damit vor allem die Grundlagen der Episomatiden-Organisation aufgaben. Es blieben ihnen aus der „Vorstufe" vor allem der ösophageale metamere Atemraum, der Darmtraktus und die Fortpflanzung in bilateral metamer gebauten Embryonen. Aus der ersten Stufe behielten sie das vertikal regulierte Lageverhältnis der inneren Längsorgane zueinander und die embryonal in Chordaform erfolgende Anlage der Wirbelsäule.

Eine **zweite Stufe** der Hauptrichtung der Wirbeltierentwickelung würde die Organisationen gefestigt haben, die uns schon innerhalb der Fische als primitive Kennzeichen aller Wirbeltiere entgegentreten, also vor allem der knorpligen Embryonalanlage der inneren Skeletteile, die Ausbildung einer vermutlich in 8 Metameren erfolgten Gehirnkapsel, die Konsolidierung der paarigen Sinnesorgane am Kopf, Nasen, Augen, Ohren, die Verschmelzung des hinteren Kopfabschnittes zur Occipitalregion, die Ausbildung eines Schulter- und Beckengerüstes, die typische Gliederung der Gliedmaßen in einen einheitlichen Oberteil, einen zweiteilig gestützten Mittelteil und einen handförmig gegabelten in den Radien gegliederten Unterteil, der Umbildung metamerer peripherer Stützleisten zu Rippen, der homologen Stücke des hinteren occipitalen Kopfabschnittes zu vierteilig gegliederten Kiemenbögen. Auch die Anlage der Weichteile und inneren Organe muß sich zu dem Typus der Wirbeltiere konsolidiert haben, so vor allem die Umbildung der metameren Muskulatur in die neuen am Organismus entstandenen Funktionsbezirke, so namentlich an den paarigen Gliedmaßen, ferner die Konzentration der urogenitalen Organe in der abdominalen Region. Schließlich muß sich auch die Haut außen in schuppenartige Bezirke metamer und dorsoventral gesondert haben.

Das sind naturgemäß aus der unerschöpflichen Fülle der mannigfaltigen Organisationsverhältnisse des Wirbeltiertypus nur wenige Punkte, die aber für unsere morphologische Beurteilung des Stammes besondere Bedeutung erlangt haben. Es kommt mir nur darauf an, anzudeuten, daß die Wirbeltiere ihren Typus in dieser sehr langen, fossil auch noch nicht kontrollierbaren Stufe so weit konsolidiert hatten, daß die in das Wasser zurückgegangenen Fische denselben zwar in vielen auffälligen

Punkten modifizieren und gelegentlich sogar abschwächen konnten, daß sich aber in seiner Richtung die Hauptentwicklung der Wirbeltiere bewegte, und zu einer dritten, der *Tetrapoden*stufe, überleitete. Von jener zweiten Stufe nun haben sich seitlich abgezweigt und durch Übergang ins Wasser zu Fischen umgebildet drei große Formenkreise, deren direkter genetischer Konnex nicht nachweisbar ist. Es ist nicht nur möglich, sondern wahrscheinlich, daß die Fische keine genetische Einheit bilden, sondern daß sich ihre Klassen selbständig von jenen *Eotetrapoden* der zweiten Stufen abgezweigt haben.

Die dritte Stufe der Wirbeltierentwicklung enthält die höchstentwickelten Typen, die wir als *Tetrapoden* zu bezeichnen pflegen. Es sind das in der älteren Auffassung die Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere. Nicht alle sind wirkliche *Tetrapoden*, d. h. vierfüßige Landbewohner. Viele Typen — mehr als ein Dutzend — sind zum Wasserleben übergegangen, sodaß sie zu Schwimmtieren, zu *„Pterygopoden"* oder *„Neopoden"* wurden, und zwei von diesen haben in ihrem ganzen Habitus vollkommen den Charakter von Fischen angenommen. Es sind das unter den Reptilien die *Ichthyosauria* und unter den Säugetieren die Wale. Aber trotzdem betrachten wir sie nicht als Fische, weil sie ihre Herkunft von *„Tetrapoden"* nicht verleugnen können und weil die Fische eben einer älteren primitiveren Entwicklungsphase der Wirbeltiere entstammten. *Tetrapoden* ist also ein Stufenbegriff, ebenso wie Fische. Während wir aber unter Fischen nur Schwimmtiere verstehen, haben wir den Begriff der *Tetrapoden* erweitert, sodaß er auch Fischtypen einschließt. Darin liegt eine Dissonanz, die wir im systematischen Teile berücksichtigen müssen.

Die dritte Stufe der Wirbeltierentwicklung, die wir also als Tetrapoden bezeichnen, läßt sich etwa in folgender Weise charakterisieren: Tetrapoden sind Lungenatmer mit deutlich abgesondertem Kopf, Hals und Rumpf mit schizopoden in der Regel fünfzehigen Gliedmaßen, mit durchgehenden Nasengängen (Choanen), paarigen Augen und echten Ohren, knöchernem Innenskelett, festem Hinterhauptsgelenk, mit der Epiphyse in der Parietalregion. Schultergürtel verknöchert, Becken mehrteilig, primär an der Wirbelsäule (Sacrum) befestigt. Wirbelsäule deutlich in Wirbel gegliedert; jeder derselben aus oberen Bögen und Wirbelkörper bestehend. Rippen einfach, meist zweiköpfig. Der Blutkreislauf steht auf einer wesentlich höheren Stufe als bei den niederen Formen. Ein Herz und ein komplizierter Blutkreislauf ist immer ausgebildet. Auch das Gehirn ist scharf von dem Rückenmark gesondert. Das Branchialskelett bleibt dem Kopf untergeordnet.

Diese dritte Wirbeltierstufe läßt uns die Entwicklung des Stammes in der Hauptreihe ziemlich klar übersehen. Die *Microsaurier*, die

Paratheria und die Säugetiere stellen diese Hauptentwicklungsphasen dar, die sich in direkter Linie aneinander reihten. Freilich geschah dies nicht so, wie das öfters selbst noch von modernen Phylogenetikern aufgefaßt wurde, daß die höheren Klassen an das Ende, sondern daß sie in der Regel an den Ausgangspunkt der vorhergehenden Klasse anknüpften, daß also eine Stufe nicht mit ihrem ganzen Inhalt in den Entwicklungsgang einzuziehen ist, sondern nur wie die Äste eines Stammes mit ihren Ansatzpunkten. Die Reptilien betrachte ich ebenso wie die Hemispondyla und Amphibia als Nebenreihe, von der wieder die Vögel ihren Ausgang nahmen.

Phylogenetisch würde sich hiernach die Entfaltung des Wirbeltierstammes in folgenden Etappen vollzogen haben:

Vorstufe *Episomatida*

Vertebrata

	Hauptrichtung	Nebenrichtungen
I. Stufe	*Protetrapoda*	
	fossil noch unbekannt	*Tunicata*
II. Stufe	*Eotetrapoda*	
	fossil noch unbekannte	*Malacostomata* } *Pisces*
	Landwirbeltiere	*Hypostomata* } *Pisces*
		Teleostomata } *Pisces*
III. Stufe	*Tetrapoda*	
		Hemispondyla
	Microsauria	*Amphibia*
	Paratheria	*Reptilia*
	Mammalia	*Aves*

Die Zeiträume, in denen Wirbeltiere die erste und zweite Stufe durchliefen, dürften sehr lang gewesen sein, an Dauer wahrscheinlich den Zeitraum der dritten Stufe noch überschritten haben, einfach deshalb, weil die Veränderungen der Organisation in diesen Stufen ein sehr hohes Maß erreichten. Wenn für die Entwicklung dieser zwei Stufen nur die beiden ersten Formationen das Kambrium und Silur zeitlich zur Verfügung standen, so dürfen wir doch nicht übersehen, daß diese ältesten Formationen sehr viel größere geologische Zeiträume umspannten als die später folgenden. Die Maximalmächtigkeit kambrischer Erdschichten wird auf 3000 Meter geschätzt, die des Silur auf 6000 Meter, d. h. ebensoviel wie für alle mesozoischen und neozoischen Formationen zusammengenommen. Dieses Zeitverhältnis entspräche etwa dem Maß der morphologischen Wandlungen in den genannten Stufen.

Die geologischen Zeiträume, in denen die Entwicklung der Wirbeltiere erfolgte, sind in Kürze folgende:

Neozoikum	Quartär	Alluvium, Diluvium
	Tertiär	Pliozän, Miozän, Oligozän, Eozän
Mesozoikum	Kreide	Senon, Turon, Cenomen, Gault, Neokom
	Jura	Malm, Dogger, Lias
	Trias	Keuper, Muschelkalk, Buntsandstein
Paläozoikum	Perm	Zechstein, Rotliegendes
	Karbon	Produktives Karbon, Unterkarbon
	Devon	oberes, mittleres, unteres
	Silur	oberes, unteres
	Kambrium	oberes, mittleres, unteres

A. Tunicata, Manteltiere, Lam. 1816

Nebenklasse der ersten Wirbeltierstufe

Wie schon oben angedeutet wurde, müssen wir Vorfahren der bisher bekannten Wirbeltiere voraussetzen, die gegenüber wirbellosen Episomatiden nur durch die elementarsten Eigenschaften des Wirbeltierstammes charakterisiert sein mochten. Es sind das außer der Gliederung eines metameren axialen Körpers mit vorn gelegenem Mund, hinten ventral gelegenem After mit einem dorsalen, metamer gebauten Nervenlängsstamm vor allem folgende Eigenschaften gewesen: Eine Konzentration paariger Sinnesorgane und entsprechender Ganglienpaare im Kopf, die Ausbildung des vordersten Darmabschnittes (Oesophagus) als Atemraum, die Ausbildung einer das Rückenmark dorsal und ventral umfassenden Skelettbildung, die zur Bildung eines inneren bindegewebigen Axenskelettes führte. Dazu dürfte getreten sein die Konzentration der ursprünglich metamer angelegten Sekretionsorgane, besonders der Fortpflanzungsorgane.

Ob sich bei solchen Urformen die segmentale Skelettbildung schon soweit erhärtet hatte, daß sie Kalksalze ausschied nnd die Formen damit fossil erhaltbar machte, erscheint fraglich. Jedenfalls kennen wir noch keinen Vertreter eines solchen einfachsten Wirbeltiertypus, und werden seine Erhaltung um so weniger erhoffen können, als die Stammformen vermutlich auf dem Lande entstanden waren. Am Anfang neuer Klassen steht, wie ich früher erläuterte, vor allem ein durchgreifender Wechsel der Lebensbedingungen. Da wir nun die Vorfahren der Wirbeltiere schon wegen ihrer vielfach vortretenden Kiemenatmung im Wasser suchen müssen, so ist wahrscheinlich, daß sie ihre neuen Eigenschaften, wie die Konstanz ihrer zwei Beinpaare durch den Übergang zum Landleben erwarben. Daß von einem solchen eine Rückkehr zum Wasserleben umso leichter war, je früher sie stammesgeschichtlich erfolgte, bedarf keiner Begründung, ebenso wenig wie das, daß solche Formen auch die neu erworbenen Landtiereigenschaften vollständiger abstreiften, als dies bei späteren Nachfolgern der Fall war.

Die einzigen Formen, die wir von dieser Stufe ableiten könnten, sind die Tunicaten. Ob diese sich aber schon hier oder erst von Dekadenten einer höheren Wirbeltierstufe abgezweigt haben, bleibt fraglich. Die Wahrscheinlichkeit spricht wohl aber dafür, daß sie sich hier abzweigten, da ihre Organisation so tief unter der der Fische, den Dekadenten der zweiten Stufe, steht.

Die vorgenannten supponierten Anlagen finden wir, wenn auch in verschiedenem Grade degeneriert, bei den Tunicaten wieder, wo sie allerdings größtenteils in Jugendstadien zurückgedrängt sind. Die Sessilität dieser Formen erklärt wohl ausreichend die tiefe Dekadenz und Umbildung dieses Typus, vor allem die Aufgabe der Symmetrieverhältnisse, die durch die freie und axiale Bewegung des Episomatidenkörpers bedingt waren. Dementsprechend blieben auch von den Sinnesorganen, die auf die Voranstellung des Mundes eingerichtet waren, nur fragliche Rudimente übrig, während der bilateral gebaute Schwanz wenigstens bei den Jugendformen als Lokomotionsorgan im Gebrauch blieb. Als ganz aberrante Dekadenten aufgefaßt, stören nun die Tunicaten weder das phylogenetische noch das systematische Bild dieser ersten Entwicklungsstufe. Im System prägen wir diese Auffassung durch den Begriff der „Nebenklasse" aus.

Definition: Degenerierte kleine freischwimmende oder sessile, einzelne oder zu Kolonien vereinigte Meeresbewohner, deren Körper mit einem vorübergehenden oder dauernden Mantel aus Cellulose (Tunicia) umhüllt ist. Ein Mund dient als passive Einfuhröffnung für Meerwasser, das ein mit Wimpern ausgestatteter Branchialraum des Oesophagus einsaugt, und das nach Passage eines Darmtraktus durch einen After wieder ausgestoßen wird. Der Atemraum ist mit einer wimpernden Hypobranchialrinne versehen. Die Nerven bilden ein sogenanntes Cerebralganglion, an das unpaare Sinnesorgane angeschlossen werden. Ein Herz sorgt für die Blutzirkulation.

Die Fortpflanzung erfolgt hermaphroditisch durch Eier oder Sprossen oder Embryoketten, die z. T. einen Generationswechsel verursachen.

Die Jugendformen enden meist in einen Schwanz, der einen Axialstrang (Urochorda), einen axialen Ausläufer des Zentralnervensystems, und Andeutungen metamerer Muskelanlagen enthält und auch im Lageverhältnis der Organe dem Organisationsplan der Wirbeltiere entspricht.

In wieweit sich in einzelnen Organisationsverhältnissen engere Beziehungen zu den Wirbeltieren ergeben werden, steht noch dahin. Jedenfalls wird man die Mantelbildung und die damit im Zusammenhang

stehende Bildung eines Peribranchialraumes bei einem Vergleich mit dem Wirbeltierkörper außer acht lassen müssen, denn sie scheint eine Neubildung, die durch die Sessilität veranlaßt war, und die den eigentlichen Vertebraten-Körper nur umhüllte, während ihre eigentümliche Fortpflanzung wohl als sekundäre Folge ihrer Koloniebildung anzusehen ist.

Die folgende systematische Übersicht stützt sich im wesentlichen auf W. A. Herdman's Bearbeitung der Tunicaten in dem Sammelwerk The Cambridge National Hystory, dem auch die meisten Abbildungen für diese Klasse entnommen sind.

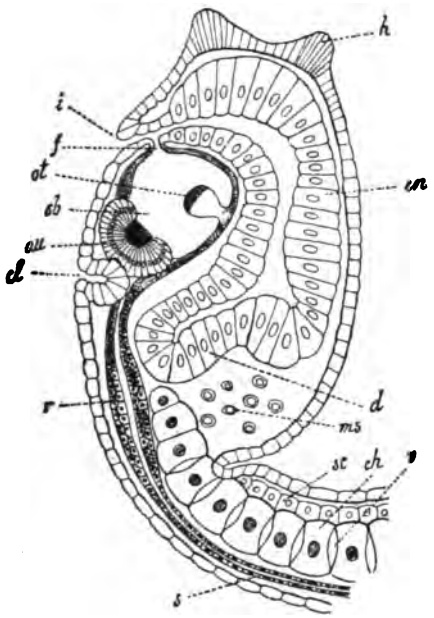


Fig. 1.

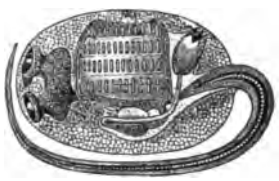


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 1. Embryo von Ascidia mammillata, Längsschnitt, Seitenansicht (nach Kowalewsky, aus Korschelt u. Heider, Entwicklungsgeschichte).

Au Auge, *ch* Chorda, *cl* Cloakenbläschen, *d* Darmkanal, *en* Entodermsack, *F* Flimmergrube, *h* Haftpapillen, *i* Mund, *ot* Otolith, *r* Rumpf-, *s* Schwanzabschnitt des Rückenmarkes, *Sb* Sinnesblase, *sc* subchordaler Entodermstrang.

Fig. 2. Embryom von Distaplia, Fig. 3 von Diplosomoides (2 und 3 nach Herdman).

Hauptordnung **Appendiculati.**

Sehr kleine geschwänzte, frei schwimmende Tunicaten, mit schnell entwickelter, leicht abgestoßener und ergänzter Kapsel als Mantelbildung. Der branchiale Teil des Oesophagus mit zwei ventralen Kiemenspalten. An ein großes dorsales (cerebrales) Ganglion schließt sich ein

Nervenstrang, der im Schwanz begleitet wird von einer axialen Skelettanlage, der Urochorda. Die Muskeln des Schwanzes mit Andeutungen metamerer Gliederung. Anus an der Ventralseite. Fortpflanzung durch einzelne Keimzellen. An das cerebrale Ganglion sind ein Bewegungen empfindender „Otocyst" und ein Pigmentfleck als Sinnesorgane angeschlossen. Die Ordnung enthält nur zwei kleine Formenkreise winziger, meist pelagisch lebender Formen, deren Größe einige Millimeter nicht übersteigt. Sie sind der wenigst degenerierte, der Wirbeltierorganisation noch am nächsten stehende Typus der Tunicaten, an den sich deren übrige Formenkreise wenigstens mit ihren Jugendformen anschließen. Vielleicht sind aber die Appendiculati selbst nur persistente Jugendformen spezialisierterer Tunicaten.

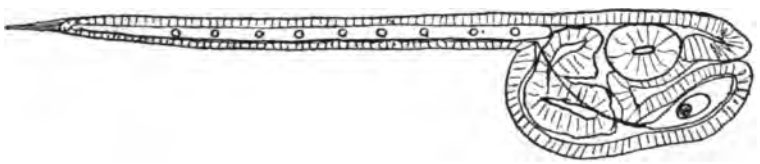


Fig. 4. Appendicularia. Jugendform im Längsschnitt mit dem Mund und dem daran angeschlossenen Branchialraum des Oesophagus. Darüber die Otocyste. Im hinteren Teil des Rumpfes Querschnitte durch den Darm. (Nach R. Goldschmidt in Kemnas Referat.)

Nebenordnung I **Ascidii**

Größere meist sessile Tunicaten, die nur in der Jugend noch eine Schwanz- und Chordabildung besitzen und im erwachsenen Zustande ganz von einem typischen Cellulose-Mantel umhüllt sind. Ihr Branchialsack kommuniziert durch zahlreiche Spältchen mit einem Peribranchialraum, der sich in das Atrium und den Mund öffnet.

Dieser Formenkreis bildet mit seiner charakteristischen Mantel- und Branchialbildung den Typus der Klasse und umschließt einerseits sessile Formen, die einfach oder zusammengesetzt sein können, und koloniate freilebende Formen, die den Übergang zu der zweiten Nebenordnung den Salpen bilden.

Man teilt sie ein in

1. Unterordnung Monascidii

einfache sessile Individuen, die ganz isoliert sind und sich einzeln fortpflanzen oder durch eine Art Wurzelgeflecht miteinander verbunden sind und sich dann durch Sprossen vermehren.

Die sehr formenreiche Unterordnung umfaßt mehr als 500 Arten. Hierhin gehören die einfachen ganz isolierten Ascidien, die Cynthien, die Molguliden und die durch Wurzelkanäle verbundenen Clavelliniden.

Fig. 5.

Fig. 6.

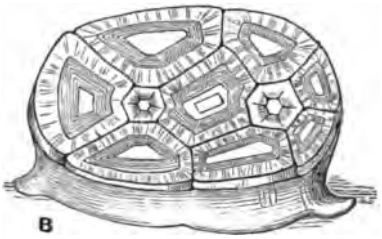


Fig. 8.

Fig. 7.

Fig. 5. Ascidia canina, Mittelmeer, $^1/_2$ nat. Größe (nach Kupffer).
Fig. 6. Clavellina lepadiformis, Nordsee (nach Herdman) $^2/_3$ nat. Größe.
Fig. 7. Hypobythius calycodes Moseley im Nord-Pacifik.
Fig. 8. Chelyosoma macleayanum (nach Herdman) mit eigentümlicher Deckelbildung.

2. Unterordnung Synascidii

Sessile durch Sprossung fortpflanzende Asciden, die zu Kolonien vereinigt und durch eine gemeinsame Schalenmasse umhüllt sind. Sie

Fig. 9. Eine Kolonie mit zwei Individuen von Botryllus violaceus (nach Milne Edwards).

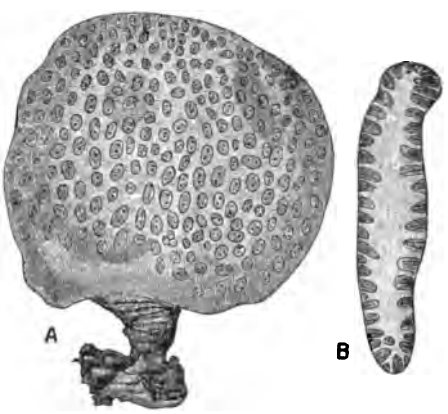


Fig. 10. Goodsiria placenta Herdm., links ein ganzer Stock mit zahlreichen Individuen, *B* Querschnitt durch den Stock (nach Herdman) $^1/_2$ nat. Größe.

umfassen die „merosomen“ Distomatidae, Coelocormidae, Diplosomatidae, Polyclinidae und die „holosomen“ Botryllidae, Polystyelidae.

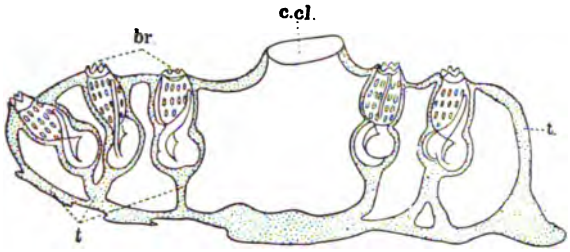


Fig. 11. Schnitt durch eine Kolonie von Diplosoma, mit 5 Einzeltieren und gemeinsamer Kloake *(ccl)*, *br* Branchialöffnungen (nach Herdman).

3. Unterordnung Centrascidii nom. nov. (Luciae Herdman).

Freischwimmende, pelagisch lebende Kolonien von zylindrischer Vasenform, in denen die Einzeltiere ihren Branchialsack nach außen und ihr Atrium in einen gemeinsamen Innenraum öffnen. Den Typus dieser zentralisierten Kolonien bilden die Pyrosomen, die durch ihr Phosphoreszieren ausgezeichnet sind, und dadurch die Benennung Luciae veranlaßten. Die Kolonien werden bis 4 m lang.

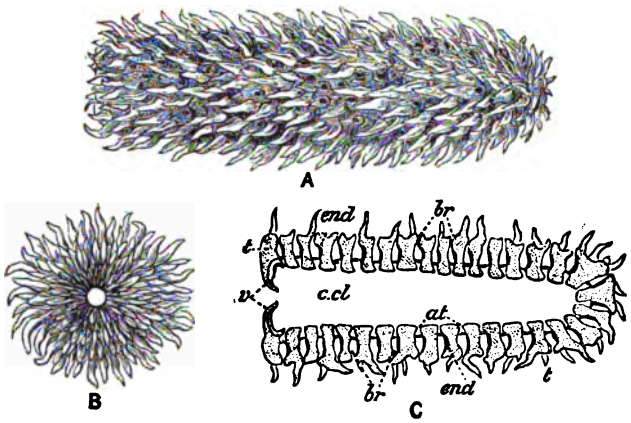


Fig. 12. Darstellung einer Kolonie von Pyrosoma. *A* von der Seite, *B* von dem gemeinsamen Atrium aus, *C* im Längsschnitt (nach Herdman).

Nebenordnung II **Salpi** (Thaliaceae, Salpen).

Kleine, frei schwimmende, einzelne oder koloniate, pelagische Tunicaten, deren gerundeter Einzelkörper ganz von einem dauernden durchsichtigen Mantel umhüllt ist, dessen muskulöse Kontraktionen Wasser ausstoßen und dadurch eine Lokomotion bewirken. Ein Peribranchialraum ist vorhanden, mit dem der Branchialsack durch Spalten kommuniziert, und in

den auch der Anus mündet. Die Fortpflanzung erfolgt durch sogenannte Stolonen, die einen schon von dem Dichter Chamisso beobachteten Generationswechsel veranlassen. Aus den Stolonen der Einzelindividuen entstehen die Salpenketten, die wieder in Einzelindividuen zerfallen. Auf Grund ihrer Muskelbildung lassen sich zwei Etappen der Spezialisierung unterscheiden, die erste charakterisiert durch die weniger vollkommene Ringmuskulatur von Salpa, die andere durch die Bildung vollständiger Muskelringe bei Doliolum und seinen Verwandten. Die Träger der ersteren erscheinen danach und in ihrer einfacheren Fortpflanzung als die primitiveren, während sie in der Larvenentwicklung ohne Schwanzbildung und der Koloniebildung spezialisierter sind.

Unterordnung Cyclomyarii

mit vollständigen Ringmuskeln, selbständigem Branchial- und Peribranchialraum, ohne Koloniebildung der erwachsenen Formen. Der Körper ist tonnenförmig und weist in der Jugend noch eine Schwanzbildung auf.

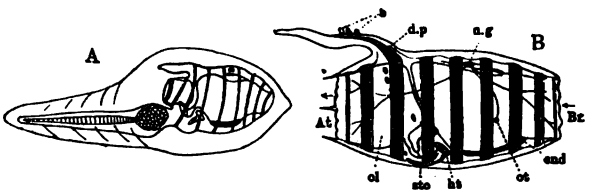


Fig. 13. Jugendstadien von Doliolum (nach Uljanin und Barrois aus Herdman). *At* Atrium, *Br* Branchialöffnung, *ng* Ganglion; *Ot* Otocyst, *en* endostyl, *Dp* Dorsalfortsatz, *ht* Herz, *st* Stolo prolifer, *b* Embryonen.

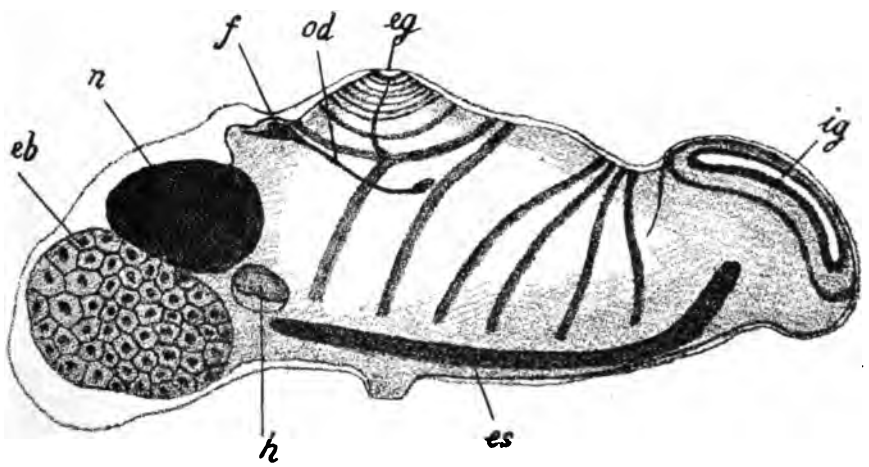


Fig. 14. Salpa maxima, junges Kettenindividuum (nach K. Heider). *Eb* Elaeoblast, *n* Nucleus, *h* Herz, *f* Eifollikel, *od* Oviduct, *ig* Ingestionsöffnung, *eg* Egestionsöffnung, *es* Endostyl, darüber die Muskelbänder.

Unterordnung Hemimyarii

mit unvollständigen Ringmuskeln, Branchial- und Peribranchialraum einheitlich, an den Enden des Tieres im Mund und After mündend. Aus dem Stolo bilden sich dauernde Kolonien, deren Einzeltiere ihre Embryonen zeitweise durch eine Placenta ernähren.

Hierher gehört nur die Gattung Salpa (s. Fig. 14).

Fossile Tunicaten sind uns bisher noch unbekannt. Da sie keine erhaltungsfähigen Hartgebilde besitzen, ist höchstens durch gelegentliche Abformung eine Erhaltung wenigstens ihrer äußeren Form denkbar.

Aus dem Perm von Sicilien liegen mir einige becherförmige Kalkausgüsse vor, deren kolbig verdickte Oberseite dieselbe sonderbare Felderung zeigt wie die Deckelbildung des Fig. 8 abgebildeten Chelyosoma macleayanum. Trotz der auffallenden Ähnlichkeit mit dieser Form trage ich doch Bedenken, jene fossilen Reste als Ascidien anzusehen, da sich solche äußeren Formverhältnisse auch anderwärts wiederholen könnten, und die genannte lebende Form gerade in dieser Deckelbildung einen ganz isolierten und aberranten Typus darstellt. Daß G. Steinmann die Ascidien von fossilen Bivalven und die Salpen von fossilen Brachiopoden herleitete, braucht wohl nur noch als Kuriosum erwähnt zu werden, nachdem er uns die indiskutablen „Grundlagen“ seiner absonderlichen Ideen in extenso enthüllt hat.

B. Pisces, Fische

als Nebenstamm der zweiten Wirbeltierstufe

Würden wir das System rein auf stammesgeschichtlichen Grundsätzen aufführen, so würden, wie oben bemerkt wurde, die Fische in einer zweiten Stufe der Wirbeltierentwicklung nur die ins Wasser übergegangenen Typen umschließen und bei deren fraglicher Zusammengehörigkeit als systematischer Begriff hinfällig sein. Er würde stammesgeschichtlich ebensowenig Wert haben, wie etwa eine systematische Zusammenfassung der Ichthyosaurier und Wale innerhalb der Tetrapodenstufe oder aller Flugwirbeltiere in eine Einheit.

Übertrüge man nun aber eine solche stammesgeschichtliche Vorstellung der „Fische" auf das System, so wären wir genötigt, für die verschiedenen Typen oder Klassen dieser Stufe einen Namen in Anwendung zu bringen, der für seine bisher allein bekannten Repräsentanten gar nicht passen würde. Der stammesgeschichtlich nächst liegende Name Eotetrapoda wäre auf Landtiere basiert, die tatsächlich noch nicht gefunden sind, die es also für uns noch nicht gibt. Derartige irreale Größen, wie sie E. Haeckel in seinen Systemen vielfach verwendete, haben sich bisher nirgends eingebürgert. Das System will konkret sein. Wir behalten also den alten Namen Fische so lange, bis deren vierfüßige Vorfahren gefunden werden, und begnügen uns damit, ihn als zweiten Nebenstamm zu bezeichnen und ihn dadurch in einen gewissen Unterschied gegen den „Hauptstamm" der Tetrapoden zu bringen.

Die Lückenhaftigkeit der stammesgeschichtlichen Überlieferung liegt zumeist darin, daß viele Organismen überhaupt keine erhaltungsfähigen Teile besaßen, andererseits darin, daß die Kadaver auch der erhaltungsfähigen Organismen durch reichlichen Luft- und Bakterienzutritt spurlos verwesten. Bei den typischen Wirbeltieren mit ihren erhaltungsfähigen äußeren oder inneren Skeletteilen kommt nur das letztgenannte Moment in Betracht und verursacht, daß die Landtiere in viel größerem Maße spurlos verschwanden als die Wasserbewohner, und die weitaus größte Zahl aller fossilen Wirbeltiere aquatile Typen sind. Mit den Insekten

und den Pflanzen ergeht es uns ganz analog; auch sie treten uns wie die Landwirbeltiere häufig erst in der Steinkohlenformation, und zwar hier bereits in großer Organisationshöhe und Mannigfaltigkeit entgegen. Ihre Wurzeln müssen also in älteren Erdschichten gesucht werden, und daß Fische nicht die Stammformen der Tetrapoden sein können, wurde auch hier wieder hervorgehoben.

Die älteren Fischformen sind allem Anschein nach anfangs Süßwasser- und Uferbewohner gewesen. Das gilt sogar noch von den ältesten Haiformen. Wo sich ihre Reste in marinen Ablagerungen fanden, sind sie — von einigen Ausnahmen abgesehen — nicht mehr im normalen Zusammenhang ihres Körpers enthalten, sondern in einzelne Skeletteile zerstreut. Sie sind dort nicht in situ eingebettet, sondern ins Meer verschleppt durch fließendes Wasser und die Flutströmungen, oder durch andere Organismen, die sie zerlegten und in Teilen davontrugen. Die Fundstätten der älteren Fischreste sind sogenannte Bonebeds, d. h. Uferbänke mit abgerollten Wirbeltierknochen, dann die sogenannten „Oldred"-Sandsteine, die zunächst noch reine Uferablagerungen sind. Im Salzwasser wurden die Fische erst später heimisch; das wunderbar reiche Fischlager im Oberdevon von Wildungen scheint eine erste autochthone marine Fauna von Placodermen zu bieten. Andere Fische sind hier nur vereinzelt eingeschleppt. Marine holocephalenartige Formen erschienen bisher erst im Unterkarbon, marine Selachier ebenfalls. Auch die Teleostomen waren zunächst Uferbewohner, und zwar wahrscheinlich in Flüssen und Landseen, erst im Oberdevon scheinen sie das Meer erobert zu haben; in die großen Tiefen der Ozeane sind sie nachweislich wohl erst in der Kreideformation eingedrungen.

Verfolgt man die Eigenschaften der Fische rückwärts in deren stammesgeschichtlicher Entwicklung, so ergeben sich viele, unserer bisherigen Auffassung diametral gegenüberstehende Tatsachen. Ich muß mich in dieser Hinsicht hier auf wenige Andeutungen beschränken.

Als älteste Fischformen erscheinen Typen, die den Eindruck persistierter, fußloser Kaulquabben machen, die sich bei ihrer Anpassung an das Wasserleben zunächst durch eine sehr verschiedenartig spezialisierte Panzerbildung schützten. In dem Maße, wie sie im Wasser heimisch wurden und zur Offensive übergehen konnten, mußten sie mit zunehmender Beweglichkeit den nun hinderlich gewordenen Panzer in zweckmäßig gelagerte Teilstücke zerlegen. Diese Zerlegung erfolgte zunächst in sehr mannigfaltiger Weise. Indem aber dann die Teilstücke in engeren Konnex mit dem Muskelsystem traten, wurden sie durch dessen im ganzen gleichartige Anlage in ähnlicher Weise geordnet, so daß sich schließlich auf sehr verschiedenem Wege ähnliche Gliederungen

auch im Hautskelett ergeben und dieses der Organisation der Tetrapoden näher rücken.

Diese uns vorliegenden Übereinstimmungen im Hautskelett beruhen also auf Analogien, nicht auf Homologien, wohl aber auf einer gewissen Einheitlichkeit des ursprünglichen Wirbeltiertypus, den wir in dieser Stufe als Eotetrapodentypus bezeichneten.

Die Skelettbildungen, die bei älteren Vertretern einzelner Klassen noch typische Knochenstruktur besitzen, verlieren dessen Charakter und bleiben entweder in einem knorpligen Embryonalzustand (Placoidei oder Knorpelfische) oder nehmen wie bei Teleostiern einen chondroiden Charakter an.

Die paarigen Gliedmaßen sind bei den ältesten Typen (auch noch bei den lebenden Dipnoern) axial gebaut, bei den jüngeren Typen actinal. Bei alten Fischtypen finden sich große Beckenanlagen, die auf eine frühere Stützfunktion der hinteren Gliedmaßen weisen. Die Kiemen sind ursprünglich wie bei den Tetrapoden dem Kopf untergeordnet und in geringer Zahl (4) vorhanden. Erst später rücken sie in die Halsregion und vermehren sich. Die hintere Schädelgrenze verliert erst allmählich an Schärfe, die Skelettstruktur des Schwanzes rückt allmählich nach vorn vor und verwischt die hintere Rumpfgrenze, die Rippen treten dann gegenüber den unteren Bögen zurück. Alle älteren Fische waren wahrscheinlich Lungenfische. Die Schwimmblase entstand aus verkümmernden Lungen. Aus dem Devon liegen jetzt einige Placodermen vor, deren Schwimmblase die vielen Einfaltungen der Wand zeigt, wie sie für die Lunge der Dipnoer charakteristisch ist. Die Bezahnung der Haifische erscheint nicht primitiv, sondern als Resultat einer allmählichen Zerlegung plattiger Kieferknochen, die zur Gebißfunktion spezialisiert waren.

Die Fische sind bisher nur nach den Kennzeichen der lebenden geordnet worden. Formenreihen sind bisher nur in sehr geringem Maße aufgestellt, und die genetischen Beziehungen der größeren Abteilungen zueinander erscheinen überaus unklar und unsicher. Seit Artedi gewannen allmählich einzelne natürliche Gruppen feste Gestalt. Bei ihm erscheinen zuerst die Acanthopterygier und Malacopterygier unter den sogenannten Knochenfischen. Cuvier und Valenciennes sondern Knorpel- und Knochenfische. Bei Joh. Müller tauchen die Leptocardier, Cyclostomen und Dipnoer auf neben den Ganoiden und Teleostostiern, die schon vorher den Charakter von Einheiten angenommen hatten. Von paläontologischer Seite werden dann neue Gruppen hinzugefügt, so namentlich die Placodermen und später die

uralten Ostracodermen, die kleine aber merkwürdige Gruppe der Acanthodier u. a. Schließlich sind folgende Formenkreise als selbständige Einheiten anerkannt worden:

die Leptocardier oder Acranier,
die Marsipobranchier oder Cyclostomen,
die Ostracodermen,
die Placodermen,
die Selachier und Holocephalen, die als Placoidei, Elasmobranchier oder Plagiostomen zusammengefaßt wurden,
die Ganoiden,
die Teleostier,
die Dipnoer.

Über die gegenseitigen Beziehungen dieser Gruppen gingen die Meinungen sehr weit auseinander. Einige wie Amphioxus als „Acranier", die Cyclostomen als „Agnatha" wurden von einzelnen Autoren allen übrigen Wirbeltieren, andere wie die Dipnoer allen übrigen Fischen als gleichwertig gegenübergestellt. Auch über kleinere Gruppen wie die Acanthodier gingen die systematischen Ansichten weit auseinander, während andere wie die Störe trotz auffälliger Unterschiede gegenüber den Ganoiden allgemein bei diesen belassen wurden.

Ob die Fische überhaupt eine geschlossene phyletische Einheit bilden wie die Unterstämme der Tetrapoden und Tunicaten, ist wie gesagt fraglich. Wie ich seit 1896 in verschiedenen Schriften zu begründen suchte, kann ich die Fische nicht für primitive Wirbeltiere, keinesfalls aber als Stammformen der Tetrapoden ansehen. Ihre Organisation, namentlich die ihrer ältesten Vertreter und die Entwicklungstendenzen ihrer jüngeren Verwandten werden nur verständlich unter der Annahme, daß sie von Landwirbeltieren abstammen und die Fischform ebenso sekundär als Anpassung an das Schwimmleben erwarben, wie später die Ichthyosaurier, Wale und andere Wasserbewohner. Die Niedrigkeit ihrer Organisation beruht einerseits auf miogenetischen (epistatischen) Rückbildungen, andererseits darauf, daß sie eben von Landwirbeltieren abstammen, die primitiver waren als die, die wir bisher kennen. Beide Momente sind jetzt nach so langer Verkettung in endlosen Formenreihen kaum mehr auseinanderzulegen. Bei dieser Auffassung liegt natürlich die Schlußfolgerung nahe, daß der Übergang solcher Urtetrapoden ins Wasser wiederholt und auf selbständigen Wegen erfolgte, ebenso wie die Ichthyosaurier und Cetaceen unverkennbar selbständige Typen darstellen. Die Konvergenz mußte dabei umso gründlicher in die Erscheinung treten, je älter und primitiver die betreffenden Typen waren; und je weniger gefestigt demgemäß der Typus der Wirbeltiere in der betreffenden Zeit war.

Wenn danach auch die Einheit der Fische als Unterstamm der Wirbeltiere durchaus fraglich erscheint, so werden wir ihn im praktischen System doch weiter als Einheit behandeln müssen, da wir zu seiner stammesgeschichtlichen Zerlegung kaum ausreichende Grundlagen finden werden. Daß wir sie in einer ersten Stufe der Wirbeltiere nur als Nebenklasse ansehen können, wurde schon vorher S. 11 begründet. In systematischer Hinsicht läßt sich eine „Einheit" der Fische auf folgende Merkmale stützen. .

Definition: Kiemenatmende kaltblütige Wirbeltiere ohne deutliche Abgrenzung einer Hals- und Schwanzregion, mit flossenförmigen paraxial gegliederten Gliedmaßen, in der Regel mit medialem Flossenbesatz. Nasen vorn gelegen, meist ohne Gaumengang. Ohren zu statischen Organen umgebildet. Großhirn klein, Epiphyse nach vorn gerichtet, Epidyse [wenn vorhanden] in den Frontalien gelegen. Beckengürtel verkümmert, in oder an Stelle der Wirbelsäule häufig eine persistierende Chorda. Rumpfmuskulatur metamer gegliedert. Meist schuppiges oder plattiges Hautskelett.

Außerdem zeigen die lebenden Fische noch eine Anzahl gemeinsamer Merkmale in ihren Weichteilen, wie einfachen Bau des Herzens, einfacheren Verlauf des Gefäßsystemes usw., über deren Vorhandensein bei fossilen Formen kein sicheres Urteil abzugeben ist. Die Umbildung der Lungen zur Schwimmblase trifft nur für einen Teil der Formen zu.

Die Fische finden sich vom Untersilur bis zur Gegenwart. Viele Gruppen sind ausgestorben.

Folgende Abteilungen scheinen mir einen hohen Grad von Selbständigkeit zu beanspruchen und sind deshalb zum Range von Klassen erhoben. An den Copeschen Namen der Teleostomata anknüpfend habe ich sie als I. Malacostomata, II. Hypostomata und III. Teleostomata bezeichnet. Sie bilden drei Stufen des Organisationsfortschrittes. Die beiden ersten können phyletisch verbunden sein, für die dritte Klasse scheint mir dies unwahrscheinlich.

I. Klasse **Malacostomata** m., Weichmäuler

Definition: Niederste Fischtypen, für die anscheinend eine weiche, wahrscheinlich zahnlose und saugartige Ausbildung des Mundes das auffälligste Kennzeichen bildet. Die paarigen Gliedmaßen sind ganz oder teilweise rückgebildet, die medialen Flossen stehen auf sehr niedriger Stufe. Der Kiemendarm erlangt in seitlichen runden Öffnungen eine

Kommunikation mit der Außenwelt. Ihre Lebensweise wurde z. T. parasitisch und hat dann zu starker Rückbildung ihrer gesamten Organisation geführt.

Die hier zusammengefaßten Fischtypen scheinen auf den ersten Blick ziemlich heterogen zu sein und sind auch deshalb schwer unter einen Hut zu bringen, weil von den fossilen meist nur ein stark entwickeltes Hautskelett bekannt ist, bei den lebenden aber ein schwach ausgebildetes Innenskelett vorliegt. Trotzdem sind beide Typen nicht nur durch die Niedrigkeit ihrer Organisation einander nahe gebracht, sondern auch durch eine Anzahl positiver Merkmale miteinander verknüpft. Zu ersteren rechne ich die Persistenz ihres embryonalen Knorpelskelettes, die Erhaltung einer Epiphysenöffnung („Epidyse") und die geringe Entfaltung ihrer unpaaren Flossen, zu letzteren die zahnlose, saugartige Ausbildung ihres Mundes, die Mündung der Kiemen in seitlichen, kleinen, runden Löchern, die Unterdrückung der paarigen Gliedmaßen und die Existenz eines vor den Augen gelegenen unpaaren Sinnesorganes, das von Kupffer bei Cyclostomen als Riechplakode bezeichnet wurde. Wenn diese Eigenschaften auch nicht für alle Vertreter der Klasse bezeichnend sind, so zeigen sie doch durch ihr Erscheinen bei Vertretern der beiderlei Typen, daß zwischen diesen direkte verwandtschaftliche Beziehungen bestehen mußten. Ob diese durch die gleichwertige Zusammenstellung der drei Typen, der uralten Palaeostraci, der Cyclostomen und des Amphioxus richtig wiedergegeben sind, wird kaum anzunehmen sein, aber bestimmte Klarheit werden wir hierüber kaum gewinnen können und uns mit der Zusammenstellung des Ähnlichen begnügen müssen. Fossile Cyclostomen sind seit dem Devon bekannt, aber in nachpalaeozoischen Schichten nicht mehr erhalten, offenbar weil ihr Skelett auf immer tieferer Stufe zurückblieb. Von der dritten Unterklasse, den Acraniern oder Leptocardiern, sind nach ihrem ganzen Körperzustand fossile Reste nicht bekannt und auch kaum zu erhoffen.

Auch den Mangel der paarigen Gliedmaßen bei den ältesten und verschiedenen jüngeren Palaeostraken kann ich nicht für primär halten, ebensowenig wie bei den Cyclostomen und Leptocardiern, und glaube für die sekundäre Unterdrückung derselben gerade in der umfassenden ungegliederten Skeletthülle der Palaeostraken eine Erklärung zu finden. Die von Patten diesen ältesten Formen in den willkürlichsten Kombinationen rekonstruierten Gliedmaßen sind von keiner Seite bestätigt worden und wohl ohne Frage abzulehnen.

Die Skelettbildung selbst erfolgt bei den Heterostraci noch ohne selbständige Knochenzellen, die erst bei den jüngeren Formen (Cephalaspiden) in das Knochengewebe aufgenommen werden. Bei den Heter-

ostraci erfolgt die Skelettbildung unter Bildung langer feiner Faltungen der Epidermis (Fig. 15) und zerlegt sich bei ihren jüngeren Nachkommen (Fig. 16) in gefaltete schuppenartige Felder. Bei anderen (Fig. 20) sind gröbere Falten auf einem Rückenschilde angelegt und anscheinend von Anfang an in einzelnen Ossifikationszentren erhärtet, in denen sich dann nach hinten eine segmentale Gliederung bemerkbar macht, die die Schuppensegmentation des Hinterleibes anbahnt. Wieder bei anderen, den Coelolepiden oder Thelodonten, ist die Skelettbildung auf die Ausbildung einzelner Plättchen oder Dornen (Lanarkia) beschränkt. Ich möchte glauben, daß auch diese auf kleine Einzelfaltungen der Epidermis zurückzuführen sind, und daß diese sowohl ihre Rautenstellung zueinander wie auch ihre Sockelbildung erst sekundär erworben haben. Die Malacostomata umfassen hiernach drei Ordnungen, eine fossile, die die ältesten Wirbeltiere enthält, und zwei, die noch lebende Vertreter aufweisen.

I. Stufe als Unterklasse † **Palaeostraci** m.

Bilaterale Fische, deren Kopf und vorderer Teil der Rumpfregion einheitlich gepanzert ist, deren Hinterleib plattig bis schuppenartig skelettiert ist und z. T. eine Rückenflosse ausbildet. Die paarigen Gliedmaßen fehlen ganz, bei einigen sind die vorderen in Form gepanzerter Paddeln ausgebildet. Die Augen sind klein, seitlich gelegen oder bei Bodenformen dorsal zusammengerückt. Mundteile unverknöchert, bei den ältesten Formen wohl vorstülpbar als Saugmund wie bei Amphibienlarven. Untersilur bis Oberdevon.

Die Palaeostraci zeigen in ihrer äußeren Erscheinung — wie ein Blick auf die folgenden Figuren lehrt — so auffallende Unterschiede, daß man über ihre engere Verwandtschaft in Zweifel kommen kann. Andererseits zeigen sich aber doch wieder Zwischenformen zwischen den sehr ungleichen Extremen, wie z. B. Trematapis zwischen den Cyathaspiden und den Cephalaspiden, daß man ihre Verwandtschaft kaum bezweifeln kann. Wir werden kaum annehmen dürfen, daß die bisher bekannten Formen die Mannigfaltigkeit dieser ältesten Typen irgendwie erschöpfen, und eine Klärung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen erst von weiteren Funden erhoffen dürfen.

Die Skelettbildung umschließt bei den ältesten Formen alle Organe bis auf den Mund und die Augen. Auch die Epiphyse ist bei diesen Formen durch einen dünnen, besonders skulpturierten Buckel des einheitlichen Rückenschildes abgeschlossen. Bei den jüngeren Formen, den Trematapidi und Goniaspidi, ist eine Epidyse wieder hergestellt. Dasselbe gilt auch von anderen Organen, so namentlich von einer vorderen unpaaren Riechplacode, den paarigen kleinen Ohröffnungen, die wohl

mit den sogenannten Spritzlöchern der Selachier zu identifizieren sind, einer vermutlich respiratorischen Öffnung über der Rautengrube des Gehirns (Fig. 19), und den seitlichen Kiemenöffnungen, die bei den ältesten Formen fehlen, bei den jüngeren aber ähnlich wie bei den Cyclostomen als Serien kleiner seitlicher Öffnungen erkennbar sind. Bei den Heterostraci glaubte ich früher für die Kiemen, von deren Stützen bogige Eindrücke bei Palaeaspis an der Innenfläche des Rückenschildes zu beobachten sind, seitliche Öffnungen unter der schmalen Seitenplatte annehmen zu sollen. Es scheint mir aber jetzt wahrscheinlicher, daß die Kiementaschen dieser Formen blinde seitliche Ausstülpungen des Oesophagus waren, und daß sie also ein Entwicklungsstadium repräsentierten, wie es bisher bei Wirbeltieren noch nicht beobachtet ist, wie es aber in der Embryonalanlage des Schlundes auch der höheren Wirbeltiere noch als Ausgangsstadium anzunehmen ist.

1. Hauptordnung † **Heterostraci** Lankester

Kaulquabbenförmige kleine Fische mit walzenrundem oder flachem „Cephalothorax", aus großem Rückenschild, schmalen Seitenschildern und Bauchschild, mit seitlichen Augen, ohne äußere Kiemenlöcher, ohne paarige Gliedmaßen.

Typus Palaeaspis, ferner Cyathaspis, Tolypaspis aus dem mittleren baltischen Obersilur, Pteraspis aus dem unteren Devon. Diese gruppieren sich in zwei Unterordnungen.

Fig. 15. Rückenpanzer von Palaeaspis integer Kunth, aus dem schwedischen Obersilur. Vergrößert $^{3}/_{2}$.

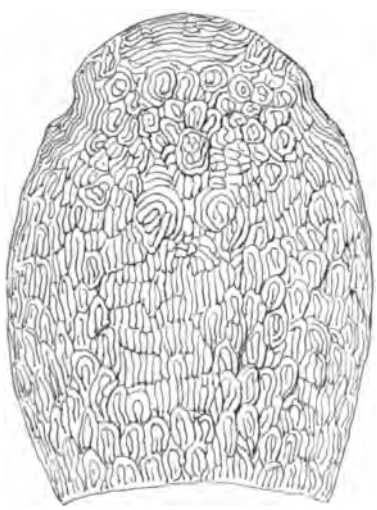


Fig. 16. Dasselbe Panzerstück von Tolypaspis Schmidti Rohon. Obersilur von Oesel. Größe $^{3}/_{2}$.

1. Unterordnung †Palaeaspidi

mit einfachem, nicht gegliedertem, vorn abgestumpften, bei der ältesten Form (Palaeaspis) walzenrunden Vorderkörper, ohne Rostralbildung und ohne Rückenstachel, mit langen feinen Längsleisten auf den großen Panzerplatten (Fig. 15), die dann zu schuppenartigen Bezirken zerlegt werden (Fig. 16). Über der Epiphyse bildet die Schale einen hügeligen Bezirk.

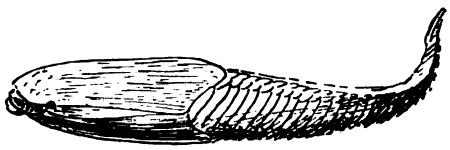


Fig. 17. Palaeaspis integer Kunth sp. Rekonstruktion. $^1/_2$ nat. Größe.

2. Unterordnung †Pteraspidi.

Der Rückenpanzer abgeflacht und in 5 Felder zerlegt, vorn zu einem Rostrum verlängert, hinten in einen Rückenstachel ausgezogen. Skulptur-Längsstreifen sehr fein und durchlaufend. Schuppige Plättchen des Hinterleibes klein quadratisch. Im Unterdevon weit verbreitet.

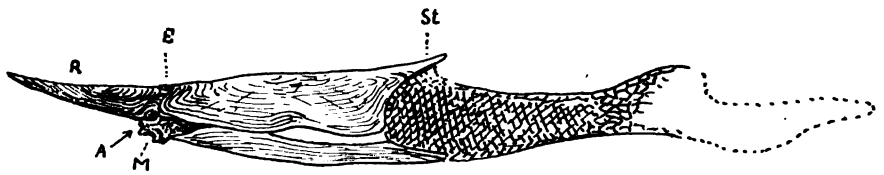


Fig. 18. Rekonstruktion von Pteraspis aus dem untersten Devon von Nordeuropa. $^1/_2$ nat. Größe. *R* Rostrum, *E* Lage der Epiphyse, *St* Nackenstachel, *A* Auge, *M* Mund.

II. Ordnung †Goniaspidi.

Bodenfische mit flachem Vorderkörper, der in einen einheitlichen, oder in Platten oder Dornen zerlegten Panzer gehüllt ist. Dieser ist durch seitlich und rückwärts vorspringende Ecken charakterisiert. 4—5 paarige Kiemenlöcher an der Unterseite. Augen meist dorsal brillenartig zusammengerückt. Vordere Gliedmaßen nur vereinzelt als gepanzerte dicke Paddeln ausgebildet. Rückenlinie mit Dachschuppen, Rückenflosse und Schwanzflosse öfters nachgewiesen. Hierher gehören die obersilurischen Trematapiden (Fig. 19), die Cephalaspiden, die Ateleaspiden, die Psammosteiden, Drepanaspiden und die Thelodonten, deren Panzer in Dornen aufgelöst ist.

Bei den devonischen Cephalaspiden sind vordere Gliedmaßen als dicke, schuppenbedeckte Paddeln erkennbar (Fig. 21).

Die Goniaspiden bilden eine formenreiche Gruppe, die sich in vier Unterordnungen zerlegen läßt.

1. Unterordnung †Trematapidi.

Rücken- und Brustpanzer flach und glatt. Augen dorsal brillenartig zusammengerückt, mit zwischen ihnen gelegener Epidyse, davor gelegener Riechplacode, dahinter gelegener Rautengrube, die wohl zum direkten Gasaustausch des Gehirns diente, paarigen kleinen Ohröffnungen. Die physiologische Bedeutung seitlicher Gruben ist noch nicht aufgeklärt. Auf der Unterseite kleine postorale Platten, dahinter ein großes Schild, vor demselben jederseits eine schräge Reihe von Kiemenlöchern. Hinterleib mit kleinen, rektangulären, schuppenähnlichen Hautplatten. Obersilur.

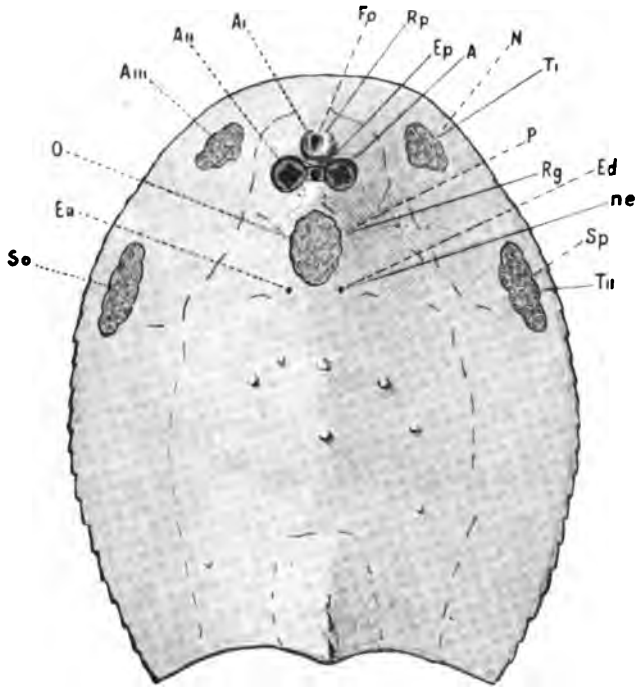


Fig. 19. Trematapis Schrenki F. Schmidt aus dem Obersilur von Oesel. Dopp. Größe. Vorn median die unpaare Riechgrube, dahinter die Augen, zwischen ihnen in der Brücke das kleine Epiphysenloch. Dahinter median die ovale respiratorische Rautengrube, dahinter beiderseits die feinen Ohröffnungen. Beiderseits am Rande zwei Gruben, die vielleicht zur Aufnahme von Tentakeln dienten. (Nach Jaekel.)

2. Unterordnung †Cephalaspidi.

Wie vorige, aber Rückenpanzer breit, mit Seitenrändern, die hinten eckig auslaufen („Cornua"), in einzelne kleine schuppenähnliche Bezirke gegliedert. Die Unterseite mit kleinen Plättchen vorn und zwei paarigen größeren dahinter. Vor denselben die Kiemenlöcher. Eine Rückenflosse. Schwanzende aufgebogen mit ventralem Flossenbesatz. Obersilur und Unterdevon.

Fig. 20. Rückenschild von Thyestes verrucosus F. Schmidt. Obersilur Oesel. 5-fache Vergrößerung, vergl. Erklärung zu Fig. 19.

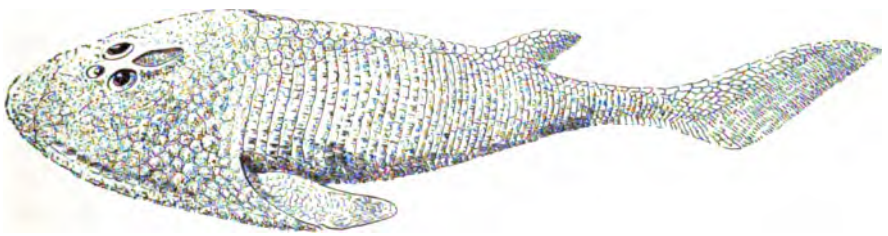


Fig. 21. Rekonstruktion von Cephalaspis Murchisoni Ag. Unterdevon von England. $^1/_2$ nat. Größe.

3. Unterordnung †Drepanaspidi.

Ähnlich den vorigen, aber mit großen medialen Platten auf der Ober- und Unterseite des Kopfrumpfpanzers. Öffnungen der Sinnesorgane unklar. Paarflossen fehlen. Unterdevon, Rheinland.

Hierher gehören wohl auch die Psammosteiden des russischen Devons, deren Vorderkörper bei einigen Formen in einen großen walzenrunden, bei anderen in einen flacheren Panzer gehüllt war, der auch die charakteristischen Seitenecken der Goniaspiden aufweist.

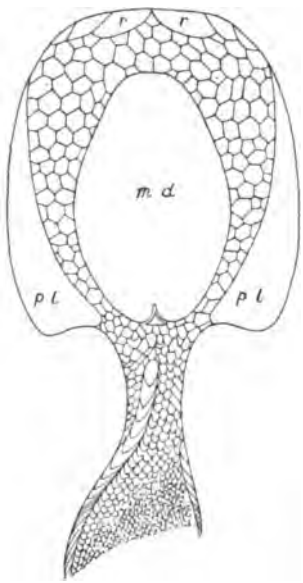


Fig. 22. Drepanaspis gemündenensis Schlüter. Unteres Devon, Rheinland (nach Traquair) $^1/_4$ nat. Größe.

4. Unterordnung †Thelodonti.

Vorderkörper verbreitert und seitlich in Hinterecken ausgezogen. Der Hinterleib fischförmig mit epicerker Endflosse. Die Haut mit einzelnen isolierten Dornen (Lanarkia im obersten Silur) oder mit breiteren eng gestellten, mit einem Sockel versehenen Dornschüppchen besetzt (Thelodus, Coelolepis).

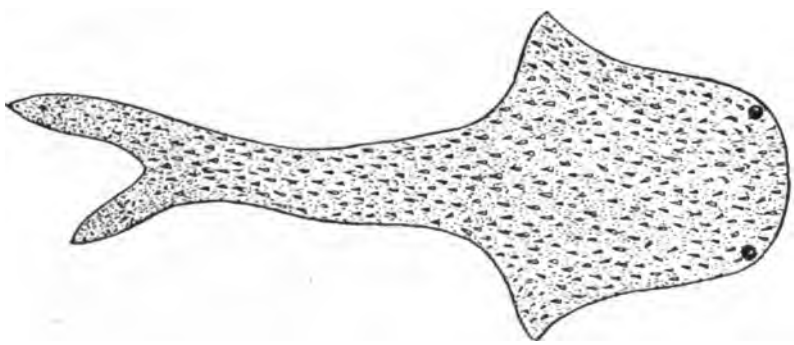


Fig. 23. Thelodus scoticus Traquair. Oberstes Silur von Schottland (nach Traquair).

Iβ. Ordnung † **Anaspidi** Traquair.

Die durch Birkenia und wahrscheinlich auch Lasanius im obersten Silur Schottlands repräsentierte Gruppe ist noch unvollständig bekannt und anscheinend von ihrem Beschreiber R. H. Traquair verkehrt gestellt, derart daß Rücken und Bauchseite miteinander vertauscht sind. So gestellt war die Stellung der Kiemenlöcher und die Lage der großen medialen Dornenplatten zu schwer verständlich.

Körper fischförmig mit (?) hypocerker Endflosse, mit walzenförmigem Vorderleib. Kopf mit skulpturierten Platten bedeckt. Augen seitlich. Kiemenlöcher jederseits in einer nach der ventralen Mittellinie konvergierenden Reihe. Rumpf und Hinterleib mit spindelförmigen Plättchen bedeckt.

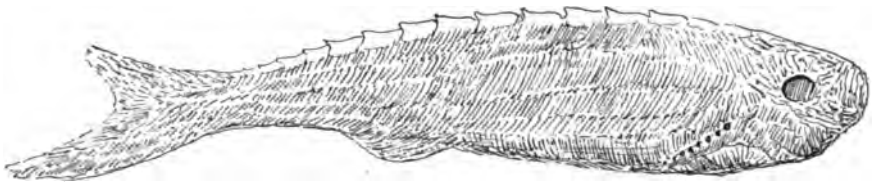


Fig. 24. Birkenia elegans Traquair. Oberstes Silur, Schottland. Restauriert. Vergrößert $^3/_2$.

Nebenordnung † **Pterichthyi.**

Die gewöhnlich mit den Coccosteiden und anderen panzertragenden Fischen des Devons als Placodermata vereinigten Asterolepiden oder Pterichthyer bilden einen der orginellsten Wirbeltiertypen, dessen systematische Beurteilung daher auch die mannigfaltigsten Ansichten hervorrief. Es sind knöchern gepanzerte Malacostomen mit kleinem Kopf, brillenartig zusammengerückten Augen, breitem gebißlosem Mundspalt, großem aus dorsalen seitlichen und ventralen Platten gebildeten Rumpfpanzer, an dessen Vorderrand seitliche Eckstacheln vortreten und z. T. zu beweglichen „Ruderorganen“ spezialisiert sind. Paarige Gliedmaßen fehlen; der Hinterleib ist mit eckigen Plättchen bedeckt, und mit unpaaren Flossen versehen. Kiemenlöcher fehlen. Wahrscheinlich lagen die Kiemen unter dem Kopfschild und öffneten sich in den Spalt des Skelettes vor dem Halspanzer. Der Hinterleib ist nicht, wie dies bisher dargestellt wurde, mit echten Deckschuppen, sondern mit breiten Plättchen bedeckt, die sich z. T. in einen steilen Dorn erhoben.

Der wesentliche Punkt in der Beurteilung dieses Typus war die Klarstellung, daß die sogenannten Ruderorgane nicht den „Armen“ bezw. vorderen Gliedmaßen anderer Wirbeltiere entsprechen, sondern den seitlichen Panzerecken der Goniaspiden homolog sind. Es sind also abgegliederte, passiv beweglich gewordene Seitenstacheln des Panzers.

An eine starke aktive Beweglichkeit, etwa zur Nahrungsaufnahme, ist dabei nicht zu denken. Durch die Abgliederung des Kopfpanzers von dem Rumpfpauzer entfernen sich die Pterichthyi von allen übrigen Palaeostraken und bilden dadurch einen Übergang zu den Coccosteiden unter den Hypostomen. Die gleichartige Gliederung ihres Bauchpanzers mit dem der Coccostei (Fig. 33) wäre als reine Analogie schwer verständlich.

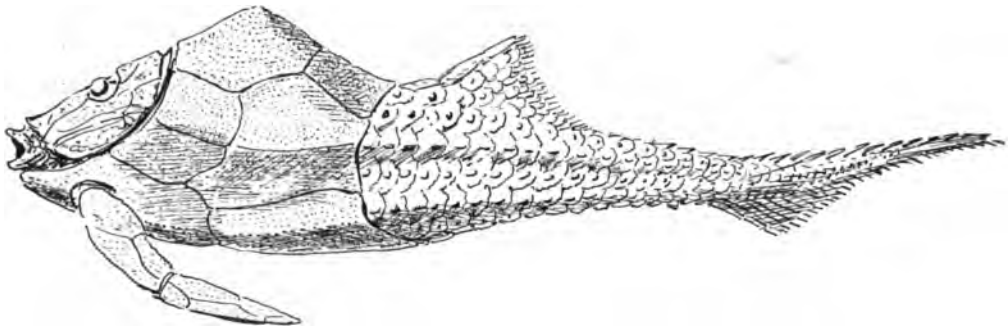


Fig. 25. Pterichthys Milleri Ag. aus dem Mitteldevon von Schottland. Restauriert in $^3/_8$ nat. Größe.

Hierhin gehören als weniger spezialisierte Formen die

Unterordnung †Acanthaspidi

mit großen, aber noch unbeweglichen Seitenstacheln, und die

Unterordnung †Asterolepidi

mit hohem Rumpfpanzer und beweglichen Seitenstacheln. Pterichthys, Asterolepis, Microbrachium und Bothriolepis, die in mittel- und oberdevonischen Schichten der nördlichen Hemisphäre verbreitet sind.

Unterklasse **Cyclostomata**, Rundmäuler.
(Marsipobranchia Joh. Müller, Monorhina Haeckel.)

Nackthäutige Malacostomen ohne paarige Flossen mit komprimiertem Ruderschwanz und wenig differenziertem medialen Flossensaum. Mund zum Saugen eingerichtet mit hornigen Lippen- und Zungenzähnen aber rückgebildeten Kiefern. Skelett bei den älteren Typen noch zusammenhängend verkalkt, dann mit prismatischer Kalkinkrustation, dann knorplig oder nur membranös. Kiemen beutelförmig, 6—14 seitliche runde Kiemenöffnungen, die bei endoparasitärer Lage des Vorderkörpers in eine hintere Öffnung zusammengezogen sein können (Myxine). Nasengrube einfach, dorsal, vor den Augen gelegen (monorhin), z. T. durch einen Gaumengang in die

Mundhöhle mündend (Hyperotreta), z. T. blind geschlossen (Hyperoartia). Die fossilen Formen lassen die Auffassung der Cyclostomen als Degenerationsreihe nicht im Zweifel.

1. Ordnung †**Palaeospondyli.**

Innenskelett verknöchert, am Mund mit fingerförmigen Fortsätzen versehen, dahinter mit verwachsenen kranialen Visceralbögen, Wirbelkörper gesondert, die oberen Bögen mit Dornfortsätzen versehen. Schwanz epicerk mit Flossenträgern in der niedrigen Schwanzflosse. Devon.

Fig. 26. Palaeospondylus gunni Traquair. Mitteldevon, Schottland. $^{3}/_{1}$ (nach Traquair).

2. Ordnung †**Hypospondyli.**

Skelett prismatisch inkrustiert, am Mundrande mit Lippenfortsätzen, mit drei Schädelregionen, deren vordere mit Mundbögen, deren hintere mit einer geringen Zahl — anscheinend vier — Kiemenbögen versehen ist. Wirbelkörper in paarigen Hypocentren verkalkt. Obere Bögen in paarige

Hälften zerlegt, die sechs (?) vorderen dem Kopf zugewandt. Dorsale und ventrale Flossensäume durch Flossenträger gestützt. Bisher nur eine Form, die ich als neue Gattung einführe (Fig. 27).

Fig. 27. Hypospondylus bohemicus n. g. n. sp. Gaskohle Nürschan, Böhmen. $^{3}/_{2}$. Rekonstruierte Seitenansicht.

3. Ordnung **Myxini.**

Die Nasengrube durch einen Gang mit der Mundhöhle verbunden („Hyperotreta"). Vier Paare von Mundtentakeln. Infolge parasitischer Einbohrung des Vorderkörpers in andere Fische sind die äußeren Kiemenlöcher in eine rückwärts geschobene Öffnung vereinigt, nach innen münden die Kiementaschen direkt in den Oesophagus. Augen rudimentär. Ohr mit einem Bogengang. Hierher die lebenden Gattungen Myxine, Homea (= Bdellostoma) und Macrophthalmia.

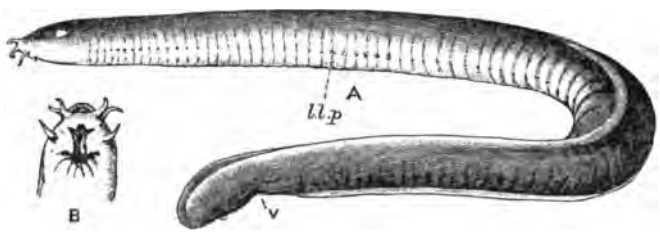


Fig. 28. Myxine glutinosa, lebend, Nordsee (nach Boulenger). *llp* seitliche Öffnung der Schleimsäckchen, *v* After, *B* der Mund von unten gesehen.

4. Ordnung **Petromyzontes,** Lampreten, Neunaugen.

Aalförmig, z. T. ziemlich groß, mit geschlossener Nasengrube („Hyperoartia"), einem Kranz von Cirren am Mundrand und zahlreichen Hornzähnen im Mund und auf der Zunge. Sieben Kiemenöffnungen

Fig. 29. Petromyzon marinus, lebend. Atlantic. $^{1}/_{8}$ (nach Jordan u. Evermann).

jederseits. Innen jederseits ein gemeinsamer Kiemenkanal, der in die Ohrhöhle mündet. Mund mit zwei halbkreisförmigen Kanälen. Augen normal entwickelt.

Hierher die fast überall verbreitete Gattung Petromyzon.

Unterklasse **Leptocardia** Joh. Müller.
(Acrania Haeckel, Cephalochordata Boul.)

Kleine nackthäutige, fischförmige, marine Malacostomen ohne deutlich differenzierte Flossen, ohne paarige Augen und Ohren, ohne deutlich differenzierten Gehirnabschnitt des Rückenmarkes, ohne Wirbelbildung an der Chorda, ohne Herz, mit weichem, cirrenbesetztem Mund, mit metameren Urnieren und Genitalorganen, mit paarigen, einzeln nach den Seiten geöffneten Kiementaschen am Oesophagus, mit einfacher Leber am Darm, mit pulsierender ventraler Aorta, mit linksseitig gelegenem After. Außerdem ist vom Ectoderm ein Peribranchialraum gebildet, dessen Atrium die Urnieren- und Genitalkanäle aufnimmt und in einem hinteren Atrioporus geöffnet ist. Der definitive Mund ist nach von Vijhe nicht der der Wirbeltiere, sondern entspricht deren linker Ohrspalte. Die Chorda ist bis zur Spitze des Rostrums verlängert.

Fig. 30. Branchiostoma (Amphioxus) lanceolatum Pallas, lebend Mittelmeer. $^2/_1$ (nach Jordan u. Evermann).

Amphioxus bezw. die beiden Gattungen Branchiostoma (Costa) und Asymmetron (Andrews) sind unzweifelhaft die niederst organisierten Wirbeltiere und bieten in einer Menge von Organisationsverhältnissen äußerst einfache Zustände, die schon an sich für die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere von größter theoretischer Bedeutung sind. Die Metamerie ihrer Urnieren- und Genitalorgane knüpft noch an die episomatiden Vorfahren der Wirbeltiere an, die Ausbildung ihres Schlundes als Atemraum, die pulsierende Tätigkeit der ventralen Aorta sind vielleicht unmittelbar aus niederen Urzuständen hervorgegangen. Andere Verhältnisse können dagegen unmöglich primitiv sein. Die besonders im Jugendstadium stärker hervortretende Unsymmetrie der beiden Körperhälften, die spätere Verlagerung der Kiemen, des Mundes und Afters beweisen unmittelbar, daß die Vorfahren von Amphioxus lange Zeit unter ganz

absonderlichen Lebensverhältnissen existiert haben müssen. Die Unsymmetrie und die Verlagerung wichtiger Organe sprechen entschieden für eine Anheftung, die in der Sessilität der Tunicaten ihr Analogon fände. Durch eine Anheftung würde sich auch das Fehlen der paarigen Kopfsinnesorgane erklären und die geringe Entfaltung des Gehirns durch Verkümmerung jener Sinnesorgane und der freien Mundfunktionen verständlich werden. Die alleinige Entwicklung einer Chorda und den Mangel von Ossifikationen kann ich ebenfalls nicht mehr als primitiv ansehen. Die Chorda ist mir ebenso nur ein ontogenetisches Hilfsmittel der Wirbelbildung wie der Knorpel für das sonstige Innenskelett. Ihre Existenz setzt demnach eine vorherige feste Skelettbildung voraus. Ihr Unterbleiben in der Ontogenie würde sich ebenfalls durch eine sessile oder parasitische Lebensweise am einfachsten erklären.

Auch die Neubildung des Peribranchialraumes, der an die entsprechenden Bildungen bei Tunicaten erinnert, ist mit einer freien, für die Stammformen der Wirbeltiere als einzig möglicher Weg zu höherer Entwicklung zu supponierenden, freien Bewegungsweise nicht in Einklang zu bringen. Daß die Chorda bis an die Spitze des Rostrums vorgewachsen ist, beweist, daß die bei allen Wirbeltieren seiner Ausdehnung nach vorn hinderliche Hypophyse umgangen sein muß, und ist also auch ein Beweis für die paramorphe Verlagerung der Kopforgane.

Die Bedeutung, die von zoologischer und anatomischer Seite Amphioxus in stammesgeschichtlicher Hinsicht beigemessen wurde, scheint hiernach, wie ich schon seit vielen Jahren betont habe, nicht gerechtfertigt. Erst hätte die Urgeschichte von Amphioxus in physiologischer Beziehung klarer gestellt werden müssen, ehe man die Niedrigkeit seiner Organisationsverhältnisse für primitiv erklärte; diese Vorbedingung ist aber in keiner Weise erfüllt worden. Die Beantwortung der diesbezüglichen Fragen kann nur dahin führen, daß die Leptocardier vor allem in vielen Verhältnissen auf niedrigste Stufen zurückgesunken sind, daß ihnen aber die Folgen einer paragenetischen Ausbildung ihrer Vorfahren überall in den Gliedern stecken.

Indem wir nun die Leptocardier als degenerierteste Malacostomen auffassen und sie stammesgeschichtlich durch cyclostomenartige Stadien von älteren normal gebauten bilateralen Vorfahren ableiten, schließen wir sie einerseits an die ältesten und niedersten Wirbeltiertypen an, und tragen andererseits ihrer Aberranz in vielen Organen Rechnung.

II. Klasse **Hypostomata** n. nom.

Fische mit plattigem oder dornigem Hautskelett oder nackter Haut, deren Mund an der Unterseite des Kopfes gelegen und mit Zahnbildungen versehen ist, die entweder Deckknochen sind oder frei dem Knorpel aufsitzen. Kiemen durch Bogen gestützt unter dem Kopf gelegen oder sekundär in die Halsregion gerückt, mit gemeinsamen oder gesonderten Kiemenspalten. Beide Gliedmaßenpaare wohl ausgebildet, die hinteren z. T. noch größer als die vorderen, mit knorpligem Innenskelett. Unpaare Flossen mannigfaltig ausgebildet. Schwanz epicerk. Gehirn und Sinnesorgane wohl entwickelt. Epidyse verwachsen. Wirbelsäule normal gegliedert, aber mit persistierender Chorda. Innenskelett knorplig, z. T. zusammenhängend oder prismatisch verkalkt. Vom Devon bis jetzt.

Die Herkunft der Hypostomen, die durch ihren bezahnten, stets an der Unterseite gelegenen Mund und durch den Mangel echter Schuppen in erster Linie charakterisiert sind, ist noch unsicher. Sie können aus primitiven Malacostomen hervorgegangen sein, wobei nicht ganz ausgeschlossen ist, daß die Placodermata und die Selachier aus verschiedenen Formenkreisen der Malacostomen entstanden. Es ist aber auch möglich, daß die Hypostomen direkt von vierfüßigen Landwirbeltieren ausgegangen sind.

Die Zusammenfassung der hier vereinigten Fischtypen ist neu, scheint mir aber nach eingehenden über 20 Jahre zurückreichenden Forschungen stammesgeschichtlich noch am meisten gerechtfertigt zu sein. Über die systematische Bewertung des gegenseitigen Verhältnisses der einzelnen Gruppen kann man vollends verschiedener Meinung sein. Mir erscheint folgende Anordnung unseren tatsächlichen Kenntnissen und den praktischen Bedürfnissen eines „Systems“ am besten angepaßt.

1. Unterklasse Placodermata
   Ordnung Ptychostei
   „ Coccostei
2. Unterklasse Chondrostei Störe.
3. Unterklasse Placoidei Agassiz
   Ordnung Holocephala
   „ Selachia.

Unterklasse **Placodermata.**

Hypostomata mit dickem, knöchernem, plattig gegliedertem meist tuberkuliertem Kopf- und Halspanzer, dessen hinterer Ausschnitt zur Aufnahme der vorderen Paarflossen diente. Mund mit Kieferknochen, auf denen sich öfters stephanodonte Zähne ausbilden. Becken bisweilen wohl entwickelt. Kiemen unter dem Kopfskelett. Innenskelett knorplig, aber meist zusammenhängend oberflächlich verkalkt.

Die Besonderheiten ihrer Skelettbildung beruhen vor allem auf der festen Umhüllung des Kopfes und Halses durch echte Deckknochen, und auf der scharfen Sonderung dieser beiden Körperabschnitte. Diese ist nicht nur in diagnostischer Hinsicht bedeutsam gegenüber der zusammenhängenden Panzerung des Kopfes und Nackens bei den Palaeostraken, sondern auch stammesgeschichtlich wichtig, weil sich diese Sonderung einer Halsregion später bei den Fischen ganz verliert, und ihre Ausprägung bei so alten Fischformen auf eine frühere physiologische Selbständigkeit des Kopfes hinweist.

Die Gliederung des Kopfskelettes ist in ganz anderer Weise erfolgt als bei den Teleostomen und Tetrapoden. Im Schädeldach sind nur die Parietalia paarig, die übrigen medialen Schädeldachknochen unpaar. Das Occipitale superius ist besonders kräftig als Stützpunkt der Nackenmuskulatur, das Rostrum über Nase und Mund häufig weit verlängert.

Die Nasenlöcher sind klein, paarig unter dem Rostrum zusammengedrängt, wahrscheinlich noch mit der Mundhöhle in Verbindung. Die Bezahnung ist stephanodont, d. h. auf eine Kerbung der Deckknochen beschränkt. In einigen Fällen sind diese Deckknochen zu einem Schneiderand zugeschärft (rhynchodont), in anderen sind sie als Kaupolster spezialisiert.

Die Kiemen liegen in normaler Zahl d. h. vier zwischen gegliederten Knorpelbögen, unter der Schläfenregion des Kopfpanzers. Zur Beschreibung des diesbezüglichen Materiales bin ich leider noch nicht gekommen. Die Wasserausfuhr erfolgte wahrscheinlich einzeln aus den Kiemen durch einen Spalt, der beiderseits zwischen dem Kopfschild und dem Halspanzer nachweisbar ist. Ein eigentlicher Opercularapparat existiert noch nicht.

Die vorderen Gliedmaßen waren, soweit ich nach einem Coccosteiden urteilen kann, mit gegliederter, knorpeliger Hauptachse versehen und in diesem axialen Teile mit Schuppen bedeckt. Eine tiefe, von hinten erfolgte Einbuchtung in den Halspanzer markiert aber überall die Stelle der vorderen Paarflossen. Dieser Halspanzer wird damit zum dermalen Schulterapparat, der aus einer größeren Zahl von Platten zusammen-

gesetzt und auf der Bauchseite weit nach hinten ausgedehnt ist. Die innere Beckenanlage, die sonst bei den Fischen größtenteils verkümmert ist, war hier z. T. noch groß und anscheinend an der Wirbelsäule angehängt. Diese starke Entwicklung des Beckens deutet darauf, daß bei den Vorfahren der Placodermen die hinteren Gliedmaßen eine stärkere Leistung ausübten. Da eine solche bei schwimmender Lebensweise ausgeschlossen ist, die hinteren Paarflossen auch bei Fischformen klein blieben, verkümmern oder weit nach vorn verschoben werden, so ist wohl als eine solche stärkere Funktion nur ein Tragen oder ein Schieben des Körpers d. h. eine tetrapode Bewegung desselben vorauszusetzen. Der Schwanz zeigt ventral eine innere Platte, die wohl als Stützpunkt einer Analflosse diente. Ein ventrales Caudalsegel und eine lange Dorsalis waren vorhanden, vermutlich davor auch eine kleine Nackenflosse hinter dem dorsale „Nuchale", da dieses und eine innere Stützplatte die gleiche Ausbildung zeigen, wie die entsprechenden Teile von Holocephalen.

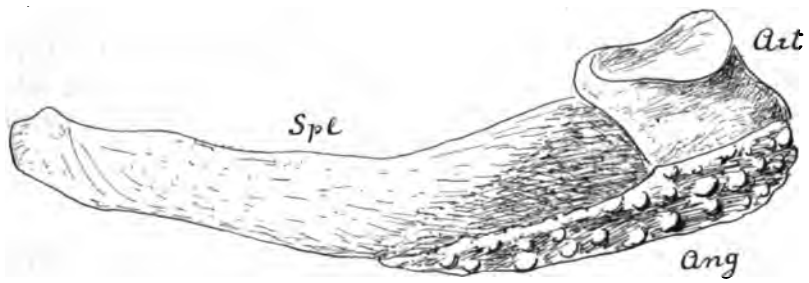


Fig. 31. Unterkieferast von Pholidosteus Friedeli Jaekel, aus dem Oberdevon von Wildungen. Außenseite. *Art* Das knorplig angelegte, perichondral verknöcherte Articulare. *Spl* Splemiale. *Ang* Angulare. (Nach Jaekel.) $^2/_1$.

Die morphologische und systematische Beurteilung der Placodermen war großen Schwankungen unterworfen. Zunächst wegen ihres Panzers für schildkrötenartige Wesen gehalten, wurden sie bald darauf als Fische erkannt, aber doch bis in die neueste Zeit sehr verschieden beurteilt. Meist mit den vorher besprochenen malacostomen Palaeostraken in engeren Konnex gebracht, wurden sie noch von A. Smith Woodward als nächste Verwandte der Dipnoer betrachtet, von Bashford Dean aber von allen übrigen Wirbeltieren abgesondert, weil ihm schien, daß sie eines Unterkiefers entbehrten. Diese Auffassung war irrig, wie der vorstehend abgebildete Unterkiefer beweist. Derselbe besitzt ein knorpliges, außen schwach verknöchertes Gelenkstück, das dem Meckelschen Knorpel bezw. dem Articulare anderer Wirbeltiere homolog ist. Unten und innen vorn sind diesem inneren Skelettstück, das das Kiefergelenk bildet, zwei Deckknochen angefügt, deren inneres vorderes als

Spleniale, deren hinteres dem Angulare verglichen werden kann. Der Besitz eines echten Unterkiefers befreit die Placodermen von dem Verdacht, in einem tieferen Gegensatz zu allen Wirbeltieren zu stehen. Ihre Fischnatur kommt nicht nur in ihrer äußeren Körperform, sondern auch in vielen Einzelheiten ihres Skelettbaues zum Ausdruck. Von ihrer Wirbelsäule verknöchern nur die oberen und unteren Bögen. Die unpaaren Flossen haben skelettierte Flossenträger, was bei Tetrapoden nie vorkommt, ihr Kiemenapparat weist normal entwickelte Kiemenbögen auf, ihre Epiphyse liegt in der Frontalregion. Ihre Lungen sind als sackförmige Schwimmblase ausgebildet. Das sind alles Eigenschaften, die wir bei anderen Wirbeltieren als den Fischen noch nicht kennen. Andererseits bilden sie innerhalb der Fische einen sehr eigenartigen Typus.

Die Mannigfaltigkeit der Formen bedarf noch weiterer Aufklärung. Zunächst lassen sich folgende Ordnungen einigermaßen sicherstellen.

†Ordnung **Ptychostei.**

Kleine, dünn und meist faltig skulpturierte Panzerfische mit gesondertem Kopfskelett, das dorsal und besonders in der Occipitalregion ziemlich lang ist, keine Rostralbildung aufweist und von den seitlich gelegenen Augenhöhlen unterbrochen ist. Wechselnde (bei den Coccostei fehlende) Platten in der Mitte des Kopfdaches.

†Unterordnung Phlyctaenaspi

mit zwei Paaren medialer Schädelplatten vor dem Supra-occipitale. Unterdevon.

†Unterordnung Petalichthyi

mit drei medialen Platten in der Mittelachse des Schädeldaches. Tremal-

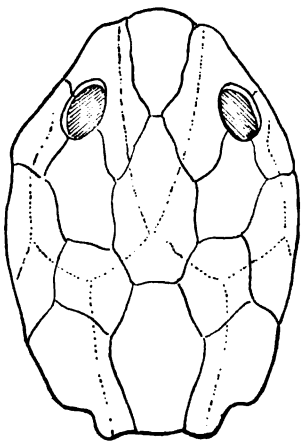


Fig. 32. Macropetalichthys prumiensis Kayser. Mitteldevon. Eifel. $^1/_8$ nat. Größe.

kanäle durch Reihen von Sinnesgrübchen ersetzt. Macropetalichthys, Mesopetalichthys im Mitteldevon.

†Ordnung Coccostei.

Kopf ziemlich groß, Nasenlöcher unter dem Rostrum gelegen. Augen seitlich mit vierteiligem Scleroticalring. Unterkiefer mit großem zum Kauen benutzten Dentale, dem vomerale und palatinale Zahnplatten gegenüberstehen. Nacken mit einer großen Platte (Nuchale) bedeckt, die auf der Wirbelsäule reitet. Kehl-Brustpanzer aus vier seitlichen

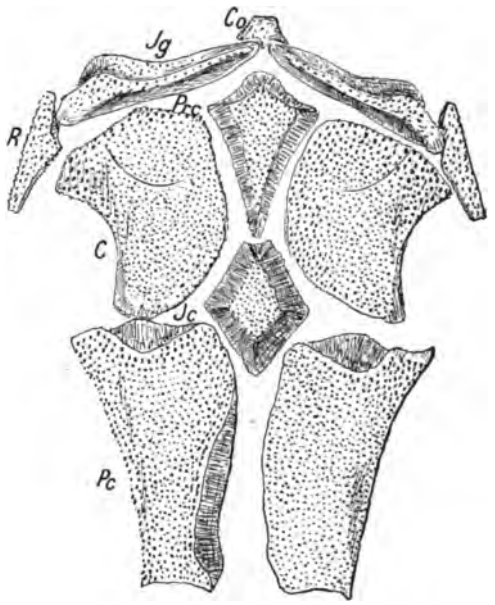


Fig. 33. Brustpanzer von Coccosteus decipiens Ag. Mitteldevon. Schottland. Mit mehreren Paaren seitlicher und medialer Hautplatten. Etwas verkleinert. (Nach Jaekel.)

und zwei medianen Platten gebildet. 4 oder 5 Kiemenbögen unter der Wangenregion des Kopfes. Halspanzer mit vier seitlichen Platten, die jederseits eine Art von Schulterskelett bilden.

Hierhin gehören die z. T. sehr formenreichen, dem Mittel- und Oberdevon angehörigen Unterordnungen:

†Unterordnung Homostei.

Ziemlich stark anwachsende Formen mit flachem Schädeldach, dorsal gerichteten vom Seitenrand etwas abgerückten Augen und sehr langer Occipitalregion. Homosteus Assm. im Oberdevon. Nordeuropa.

†Unterordnung Coccostei.

Schädeldach mit seitlich gestellten Augen und mit mäßig langer

Occipitalregion. Halspanzer aus einem dorsalen Nuchale, vier Seitenplatten und zwei unteren Platten jederseits, oft mit seitlichem Eckstachel, zum Teil mit spitzer Rostralbildung. Gebiß aus einem kauenden Teil des Spleniale, des Vomer und der Palatina gebildet. Beckenanlage bisweilen noch ziemlich groß. Soweit bekannt, ist eine Dorsalflosse hinter dem Nuchale und eine Analflosse vorhanden. Der Schwanz ist lang, epicerk und mit einem durch Flossenträger gestützten Flossensaum versehen. Hierhin gehören zahlreiche Formenkreise im Mittel- und namentlich im Oberdevon. Der eine Fundort Wildungen bei Kassel hat allein mehr als 60 Arten geliefert, die sich auf 5 Familien verteilen. Die wichtigsten sind die Familien Coccosteidae, Dinichthyidae, Platyosteidae (inkl. Mylostoma), Leptosteidae, Auchenosteidae.

Fig. 34. Coccosteus decipiens Ag. Restaurierte Gesamtansicht. Mitteldevon. Schottland.

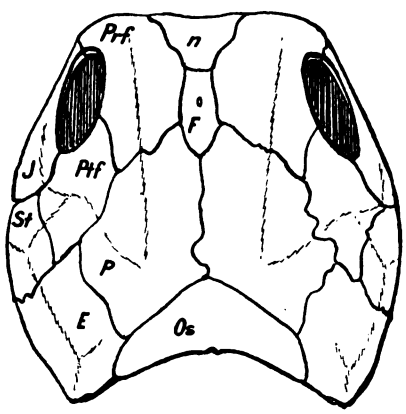


Fig. 35. Pachyosteus bulla Jkl. Oberdevon von Wildungen. Schädeldach. $^1/_2$ nat. Größe. (Nach Jaekel.)

Fig. 36. Rhinosteus Traquairi Jkl. Vorderansicht mit Nasen und Mund. $^1/_2$ nat. Größe. Restauriert.

3. Unterordnung †Heterostei m.

Große Formen mit breitem Schädel, kleinen seitlichen Augen und sehr verkürztem Halspanzer. Heterosteus Assmus im Oberdevon von Esthland bedarf noch sehr näherer Klärung.

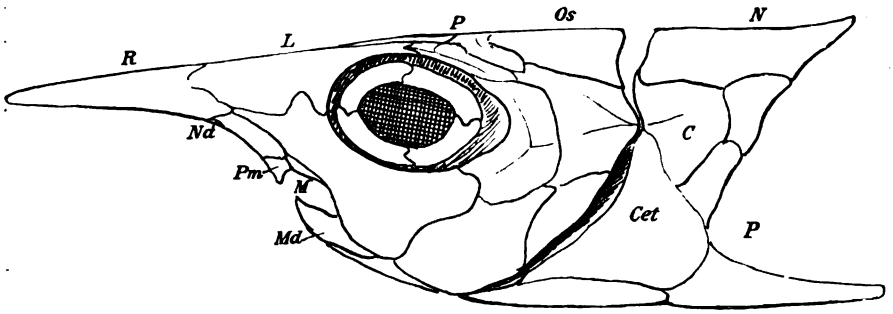


Fig. 37. Oxyosteus, ein Coccosteer aus dem Oberdevon von Wildungen. Seitenansicht des Panzers. $^1/_2$ nat. Größe.

Fig. 38. Gebiß von Mylostoma variabilis Newt. Unterkarbon. Ohio U. S. A. $^1/_4$. (Nach Eastman).

II. Unterklasse **Chondrostei**, Störe.

Die bisher wegen ihres Knorpelskelettes zu den Ganoiden gestellten Störe schließen sich phylogenetisch im Devon unmittelbar an die Placodermen an. Auch ihre heute noch lebenden Formen lassen sich diesem Formenkreise am besten beiordnen. Es sind normal geformte Schwimmer mit langem Kopf, actinal gebauten Paarflossen, epicerker Schwanzflosse, mit skulpturierten Plattenreihen in der Haut, mit zahnlosem Schneidegebiß, kleinem Kiemendeckel, großem Schultergürtel mit ausgebreitetem, vorn eingebogenen dermalen Schulterskelett.

Die Störe schließen sich nicht nur in ihrem eigenartigen Plattenskelett an die Placodermen an, sondern auch in der Gliederung ihres Schultergürtels, der sich Platte für Platte auf den der Placodermen zurückführen läßt, ferner durch ihr Gebiß, das aus zugeschärften Deckknocken der Mundbogenstücke besteht und durch die Gliederung ihres Schädeldaches, in dem wie bei Placodermen die unpaaren medialen Elemente überwiegen. Die Unterbringung ihrer Kiemen unter dem Kopfskelett ist wohl als primitiv aufzufassen, während sie in der Ausbildung ihrer Schwimmblase, der actinalen Struktur ihrer Paarflossen

und einiger anderer Eigenschaften die Spezialisierungshöhe der Teleostomen erreichten. Demgegenüber bleiben sie in der epistatischen Erhaltung des Knorpels in ihrem Innenskelett, dem Mangel echter Schuppen, der Lage und Form ihres Mundes und dessen Bezahnung echte Hypostomen, entfernen sich aber von deren Mitgliedern durch die höhere Lage der Nasenlöcher, die hier nicht unter, sondern an der Seite des Rostrums gelegen sind. Die Pterygopodien der Placoiden fehlen. In zwei Beckenflossen eines devonischen Rhynchodonten ist aber die metapterygiale Skelettachse noch wesentlich stärker ausgebildet als bei den lebenden Stören. Im Schädel persistiert der Knorpel in weitem Umfange und läßt es nur zu einer schwachen Knochenbildung kommen. Während diese im hinteren Teil des Schädels noch dem Typus der Placodermen nahe steht, nimmt die knorplige Ausbildung eines Rostrums größeren Umfang an, und läßt nur eine Verknöcherung in kleinen unregelmäßig gesonderten Bezirken zu. Vielleicht hängt mit dieser eigenartigen Rostralbildung, die bei den Polyodonten sehr spezialisiert ist, auch die gegenüber den anderen Hypostomen auffällige Verlagerung der Nasen zusammen.

Hierher gehören die devonischen Rhynchodonten, die bisher zu den Holocephalen gestellt wurden, aber im Gebiß und Schultergürtel eine typische Zwischenstellung zwischen Placodermen und jüngeren Stören einnehmen. Ferner gehört hierher als echter Stör Chondrosteus aus dem englischen Jura, aber meines Erachtens nicht Belonorhynchus und seine Verwandten, die von A. Smith Woodward ebenfalls hierher gerechnet wurden, dazu schließlich die jetzt verbreiteten z. T. recht groß gewordenen Nachkommen, die zumeist in Flüssen leben, Acipenseriden und Polyodonten oder Löffelstöre. Beide Typen weisen recht erhebliche Differenzen auf, so daß man sie wohl zum Range von Ordnungen erheben kann. Die Störe stellen nicht nur den älteren, sondern meines Erachtens auch den primitiven Typus dar. Die von Boulenger hervor-

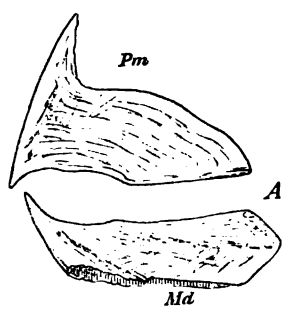


Fig. 39. Rhamphodus tetrodon Jkl. Gebiß. Oberdevon von Wildungen. $^1/_2$. (Nach Jaekel.)
Pm obere praemaxillare, *Md* untere mandibulare Zahnplatte.

gehobene Annäherung der Polyodonten an den Typus der Selachier fasse ich lediglich als Degenerationserscheinung auf.

Hauptordnung **Sturii** Störe.

Rostrum zugespitzt, bei den lebenden unten mit Cirren versehen, Schädeldach geschlossen. Mund klein und vorstreckbar. Vor den Brustflossen ist eine Hautplatte (Spinale) zu einem Stachel umgeformt, der bei den lebenden beweglich eingelenkt ist. Haut mit Reihen isolierter gedornter Platten und kleineren unregelmäßigen Plättchen besetzt. Hierhin gehören die devonischen Rhynchodonten, wahrscheinlich ein triassischer Typus aus Spitzbergen, und die lebenden Acipenseriden.

Fig. 40. Acipenser sturio L. der Stör. Lebend. Südrußland. $^1/_{20}$. (Nach Nitsche.)

Nebenordnung **Polyodonti**, Löffelstöre.

Mit breitem löffelförmigem Rostrum ohne Cirren, mit großem Mund, rudimentärem Gebiß, unterbrochenem Schädeldach und stark reduziertem Hautskelett; Haut fast nackt. Brustflossenstacheln fehlen. Hierhin stelle ich die jurassischen Chondrosteiden und die lebenden Polyodonten mit Polyodon und Psephurus.

3. Unterklasse **Placoidea** Agassiz.

Hypostomata ohne äußere Kopfgrenze, ohne zusammenhängendes Plattenskelett, mit glatter oder dornenbesetzter Haut. Paarige Flossen stets vorhanden in normaler Stellung, die hinteren bei den Männchen immer mit den sogenannten Pterygopodien versehen. Unpaare Flossen meist wohl entwickelt, Flossen meist mit einem Saum von Hornfäden. Nasenkapseln getrennt, innen geschlossen. Oberkieferapparat zu einem Palatoquadratum verschmolzen. Dieses und die Mandibel mit Zahnplatten oder einzelnen Zähnen besetzt. 4—6 Kiemen mit äußeren Kiemenspalten. Schwimmblase fehlt. Spiralklappen im Enddarm.

Dieser die Holocephalen und Selachier umfassende Formenkreis deckt sich mit den Bezeichnungen Chondropterygier, Plagiostomen, Selachier und Elasmobranchier, soweit diese im weiteren Sinne gebraucht, d. h. auch auf die Holocephalen bezogen wurden. Da der Inhalt dieser Namen aber sehr wechselte und nun gegenüber den anderen Hypostomen keine spezifisch charakteristischen Eigenschaften betonte, glaubte ich, den

alten von Louis Agassiz gegebenen Namen Placoidei wieder aufnehmen zu sollen, wenn er auch keine besonders auffällige Eigenheit gegenüber den anderen Vertretern der Klasse hervorhebt.

Die Holocephalen stehen den Placodermen in vieler Beziehung nahe und dürften aus ihnen hervorgegangen sein. Ihr Gebiß, die Autostylie ihres Oberkiefers, die Zahl, Lage und Ausmündung ihrer Kiemen und viele andere Eigenschaften sind primitiv gegenüber den entsprechenden durch Dekadenz vereinfachten oder spezialisierten Verhältnissen der Selachier.

Hauptordnung **Holocephala,** Chimaeren.

Es sind zwar höchst wahrscheinlich alle bisher besprochenen Hypostomata „holocephal" gewesen, insofern ihr Oberkieferapparat mit dem Schädel verwachsen war, aber da sich der darauf gegründete Name für diese Ordnung ganz fest eingebürgert hat, möchte ich ihn nicht aufgeben. Der Inhalt der Ordnung muß nicht unerheblich geändert werden. Einerseits gehören die bisher hierher gerechneten Rhynchodonten zweifellos zu den Chondrostei, wo sie nun hier ihren Platz gefunden haben. Andererseits sind verschiedene fossile Typen hier einzureihen, die früher zu den Selachiern gestellt wurden, und denen ich bisher eine Stellung zwischen beiden Ordnungen zugewiesen hatte, die Deltodonten und Cochliodonten. Soweit wir wissen, sind auch diese wie die jüngeren Chimären durch folgende Merkmale ausgezeichnet:

Definition: Bodenbewohnende Placoideen mit wenigen, nicht wechselnden „statodonten", von innen nachwachsenden Zahnplatten, die aus Deckknochen der Kieferteile hervorgingen und wesentlich zum Zermalmen und Kauen von Weichtieren benutzt wurden. Ihr Palatoquadratum ist mit der Schädelkapsel fest verwachsen, nicht auf den Hyoidbogen gestützt. Kiemen hinter dem Kopf, in einen gemeinsamen Spalt ausmündend. Stachelbildungen am Kopf und auf dem Nacken. Die Wirbelsäule der Chimären zeigt ringförmige sekundär vermehrte Wirbelbildungen. Eine Analflosse fehlt, Schwanzflosse schwach ausgebildet. Die jüngeren Formen sind z. T. mit einem langen Rostrum versehen. Ihre Eikapseln, die sich seit dem Jura kaum verändert haben, sind mit einer auffällig gefalteten Seitenleiste versehen.

Vom Devon bis zur Gegenwart. Hauptverbreitung im Karbon.

†Unterordnung Trachyacanthi Jaekel.

Zahnplatten ohne spezialisierte Kaubuckel („tritoral areas") mit gleichmäßiger Vasodentinstruktur („Palodentin"). Kopf ohne Rostralbildung, seitlich mit Stacheln und Platten bewehrt. Hierhin gehören

die Trachyacanthiden mit dreieckigen flachen Zahnplatten und Stacheln und Buckeln auf der Rückenseite und den Seitenflächen des Kopfes. Karbon und Perm (Fig. 41—45).

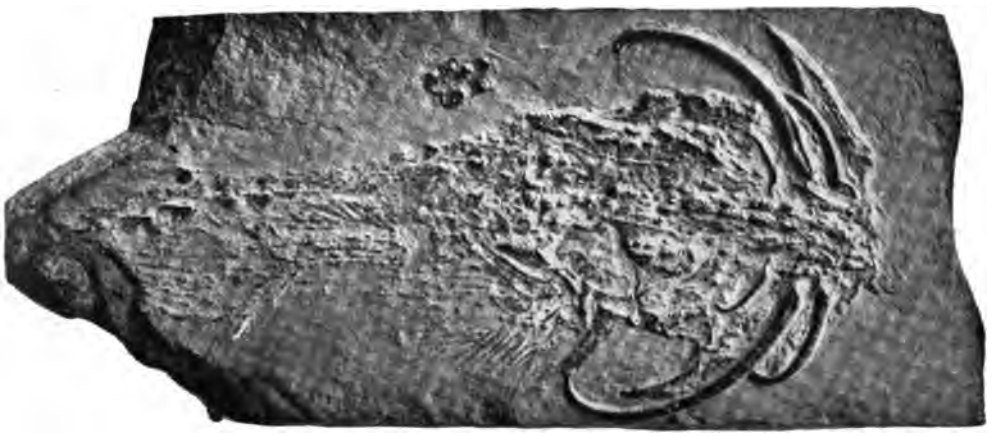


Fig. 41. Menaspis armata Ew. ob. Perm (Kupferschiefer) aus Thüringen, ein Vertreter der Trachyacanthiden. $^2/_3$.

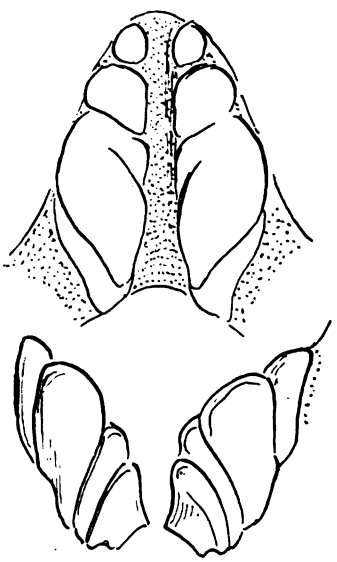


Fig. 42. Obere und untere Gebißplatten von Cochliodus contortus Ag. Mariner Kohlenkalk, England. $^1/_1$.

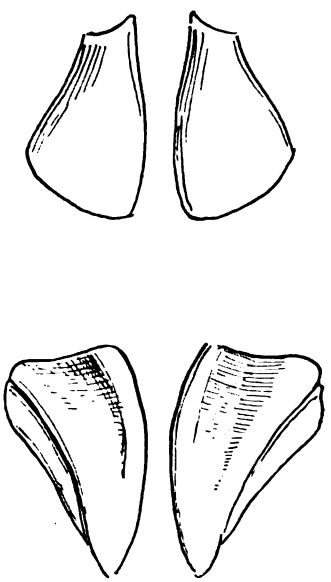


Fig. 43. Menaspis armata Ewald. Kupferschiefer des Perm, Thüringen. Gebiß des Ober- und Unterkiefers. $^2/_1$.

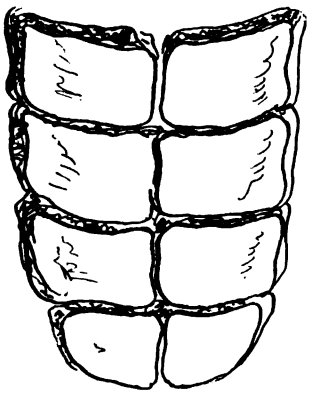


Fig. 44. Psammodus porosus Ag. Zahnplatten (kombiniert). Kohlenkalk. England.

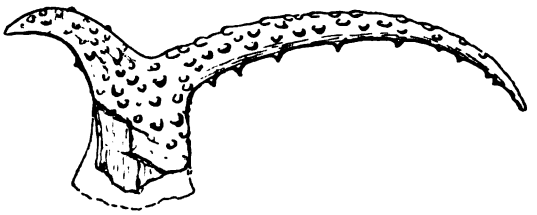


Fig. 45. Seitenstacheln eines Trachyacanthiden (Cladacanthus paradoxus Ag.). Kohlenkalk, Irland. (Nach Jaekel.)

Unterordnung Chimaeri.

Chimären im engeren Sinne mit strukturell differenzierten Kauplatten, medialem Rostral- und Nackenstachel, öfters mit langem Rostrum versehen. Haut fast ganz nackt.

Hierhin gehören die jurassischen Myriacanthiden als Übergangstypus von Trachyacanthen zu Cyphodonten, mit mehreren Paaren muschelförmiger gewölbter Zahnplatten, großen medialen Stoßzähnen im Unterkiefer mit seitlichen Dütenplatten am Kopf, Rostral- und Nackenstachel. Myriacanthus und Chimaeropsis.

Weiter gehören hierher die durch starke Rostralbildung, langen Rostralstachel und große Ausbreitung der Pectorales ausgezeichneten Squalorajiden, sowie die bekannteren Familien der jüngeren mesozoischen, tertiären und lebenden Chimären, die durch zwei obere und ein unteres Paar von Zahnplatten, kleinen Rostralstachel, großen Nackenstachel und nackte Haut ausgezeichnet sind.

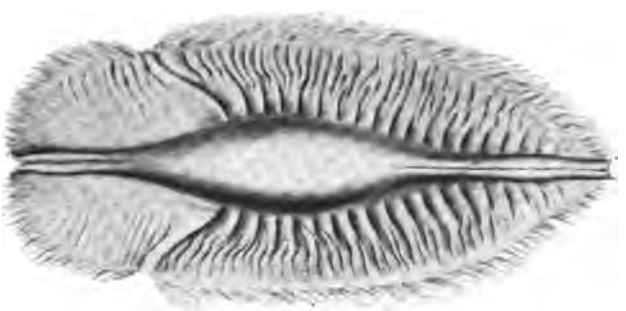
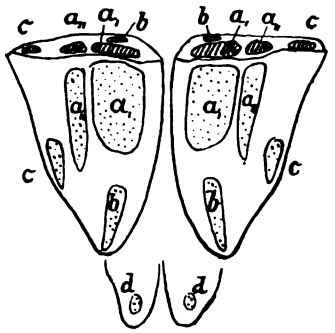


Fig. 46. Eikapsel von Callorhynchus. Lebend, ebenso schon in der Juraformation.



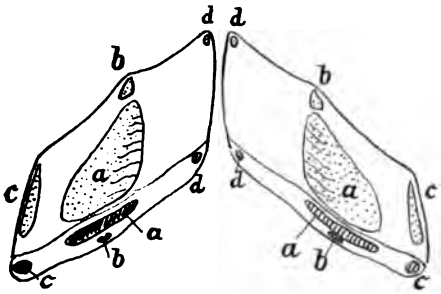


Fig. 47. Gebiß von Ischyodus aelensis (Qu) Jura. Württemberg. $^1/_2$. (Nach Jaekel.)

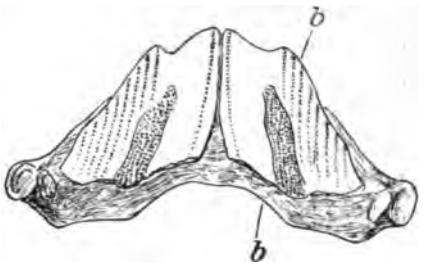


Fig. 48.

Fig. 49.

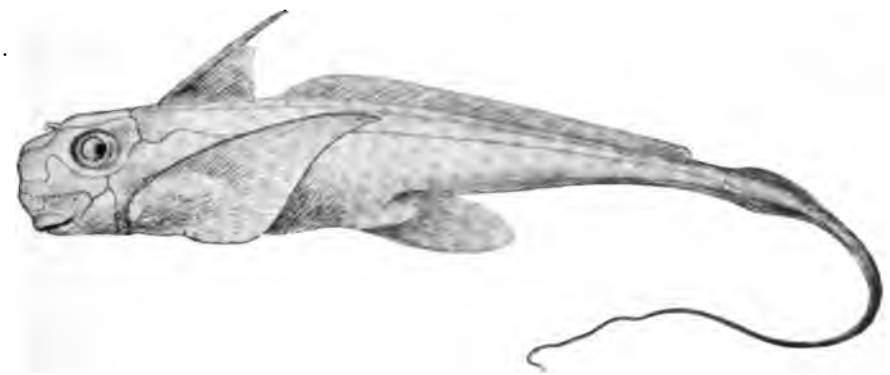


Fig. 48—50. Chimaera monstrosa. Lebend, Atlantis. 50 $^1/_5$ nat. Größe; 48 Unterkiefer $^4/_5$ mit den beiden Zahnplatten; 49 Brustflossenskelett.

Nebenordnung **Selachii** Cuv.

Placoidea, deren Zahnplatten in Einzelzähne zerlegt sind, die sich am Innenrande der Kiefer ersetzen und über den Kiefer rückend in der Regel die älteren verdrängen. Ihr Palatoquadratum ist nur lose mit dem Schädel verbunden und meist auf den Hyoidbogen gestützt. Kiemen ursprünglich von einem Kiemendeckel bedeckt, später direkt in

Spalten ausmündend, bei jüngeren degenerierten Typen auf 5 und 6 vermehrt, die letzte Kieme wird noch von einem 5, 6 oder 7 cm-Bogen gestützt. Stachelbildungen auf dorsale Flossenstacheln beschränkt, oder Dornen auf dem Schwanze zu Stacheln verlängert. Wirbelsäule vertebral gegliedert. Wirbelkörper mit intervertebralen Chordaresten, bei jüngeren Typen meist sanduhrförmig verkalkt. Haut meist mit rhombisch geordneten Dornen bedeckt, selten nackt oder mit Buckeln besetzt. Plattige Bildungen fehlen in der Haut vollständig, ebenso Knochenzellen in allen Skeletteilen, die meist mit prismatischen Kalkkörnchen inkrustieren.

Vom Devon bis jetzt sehr verbreitet und formenreich.

Das Gebiß bildet auch für die fossilen Formen das beste Kennzeichen zur systematischen Gliederung, während die bisher für maßgebend gehaltene Körperform sich mehrfach konvergent wiederholt. Es gibt nicht weniger als vier verschiedene Rochentypen, die selbständig durch Anpassung an das Bodenleben entstanden.

†1. Unterordnung Statodonti m.

Plumpe, z. T. rochenförmige Bodenbewohner mit Kaugebiß, dessen Zähne z. T. noch nicht in regelmäßige Längsreihen auf den Kiefern geordnet sind. Die meist plattigen, aus Vasodentin gebildeten Zähne vermehren sich an der Innenfläche des Kiefers, fallen aber an deren Außenrand nicht aus, sodaß sie zeitlebens perennieren, d. h. statodont sind. Karbon und Perm.

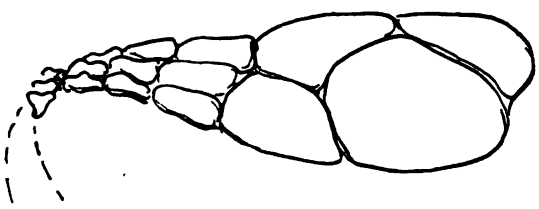


Fig. 51. Bezahnungsform von Psephodus magnus Ag. aus dem englischen Karbon. Restauriert. Links die Symphyse mit den kleinen Vorderzähnen, rechts großen hinteren Kauzähnen. $^2/_3$.

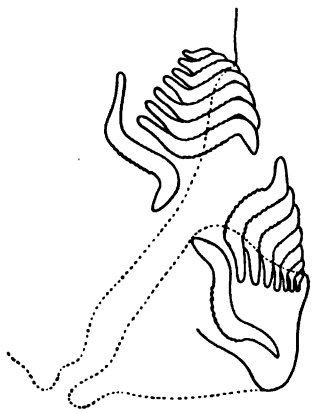


Fig. 52. Medianschnitt durch das Gebiß von Janassa aus dem Perm. Die älteren kleineren Zähne dienen den jüngeren, größer nachgewachsenen als Unterlage. (Nach Jaekel.)

Hierhin gehören die Formen, die einen allmählichen Übergang von den Gebißformen der ältesten Holocephalen zu der typischen „lyodonten" Bezahnung der jüngeren Selachier darbieten. Bei dem beistehend abgebildeten Psephodus ist der Hauptkauzahn noch über die ganze Breite des Kiefers ausgedehnt und wächst an dessen Innenrand dauernd nach, während die übrige Kaufläche in Einzelzähne zerlegt ist. Bei anderen reguliert sich die Gebißform derart, daß alle Zähne ersetzt werden und in Quer- und Längsreihen geordnet sind (Fig. 57). In einem Formenkreise spezialisiert sich der Ersatz ohne gleichzeitigen Zahnwechsel zu der sonderbarsten Gebißform, die wohl je existiert hat, indem die Zähne in der Symphysenreihe bei schnellem Ersatz aufeinander geschoben in spiraler Drehung aus dem Unterkiefer herausrücken (Edestidae).

Fig. 53. Zähne eines Petalodonten, Polyrhizodus, die vermutlich alle zu einer Gebißform gehören. Kohlenkalk, Irland. $^2/_3$.

2. Unterordnung Cestracionti.

Plumpe haiförmige Bodenbewohner ohne Rostrum, deren bohnenförmige meist bergig gekerbte Zähne in regelmäßige Quer- und Längs-

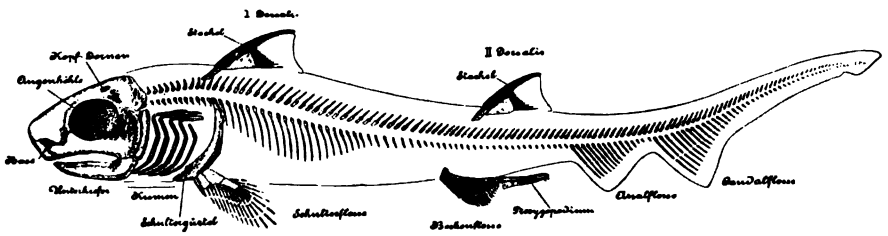


Fig. 54. Skelett von Polyacrodus aus dem Lias. Restauriert. (Nach Jaekel.)

Fig. 55. Heterodontus (= Cestracion) Philippi, Südsee.

reihen geordnet sind und am Außenrande ausfallen. Das Palatoquadratum ist in ganzer Länge mit der Schädelkapsel verbunden. An-

scheinend sind 2 Dorsalflossen mit Flossenstacheln und eine Analflosse typisch. Karbon bis jetzt.

Hierher gehören namentlich folgende besonders im Mesozoicum verbreiteten Formenkreise. Familie Orodontidae Karbon, Acrodon-

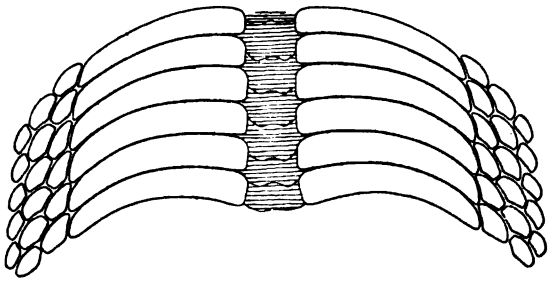


Fig. 56. Bdellodus bollensis Quenstedt. Unterkiefer-Gebiß. Ober-Lias. Württemberg. $^1/_2$ nat. Größe.

tidae, Perm bis Jura, Hybodontidae Carbon bis Kreide, Cestraciontidae Jura bis jetzt. Ferner die Ptychodontidae der Kreide mit ihrem breiteren Mahlgebiß und ihren sonderbar skulpturierten Zähnen.

3. Unterordnung Centrobati Jkl.

Rochenförmige Nachkommen der Cestracioniden ohne Rostrum, mit Stacheln auf dem peitschenförmigen Schwanz. Ihre sehr ausgebreiteten Brustflossen stoßen vor dem Kopf zusammen. Ihre Zähne sind aus Vasodontin.

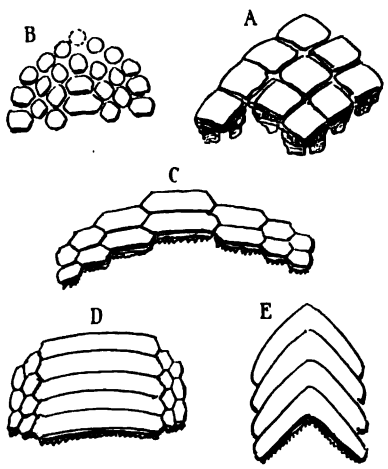


Fig. 57. Gebißformen der Centrobatiden, *A* Rhombodus aus der obersten Kreide, *B* embryonale Bezahnung von Myliobatis aquila, *C* Zygobatis (Rhinoptera), *D* Myliobatis, *E* Aetobatis narinari.

Hierhin gehören die in der oberen Kreide einsetzenden Familien der Trygoniden und Myliobatiden, denen sich als Nachkommen der letzteren, die riesigen im Gebiß degenerierten Ceratopteriden anschließen. (Fig. 57 bis 59.)

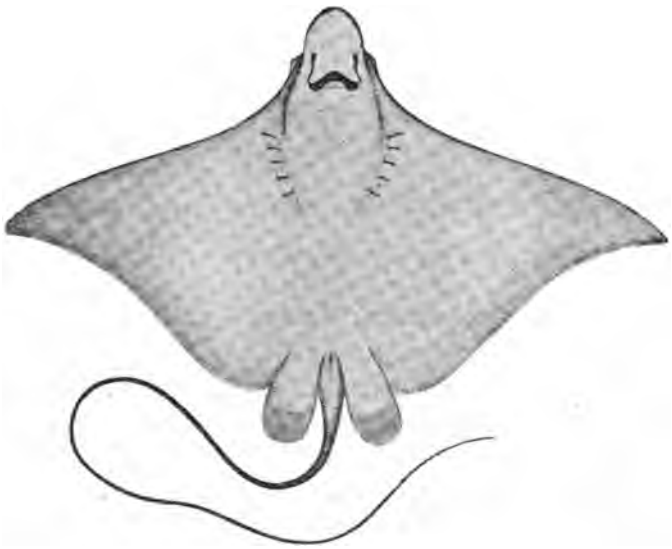
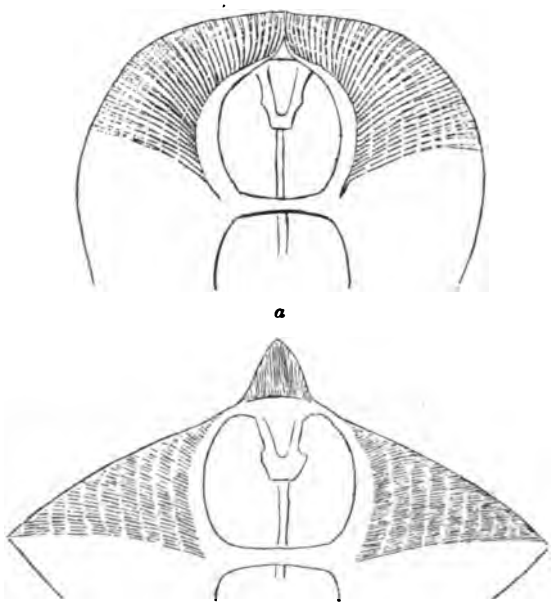


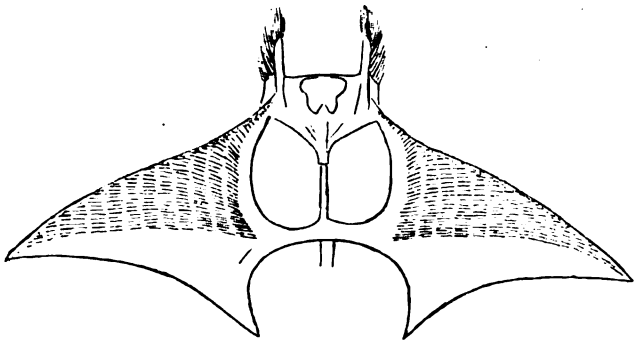
Fig. 58. Aetobatis narinari. Lebend. (Nach Jordan u. Evermann.)



a

b

Fig. 59. Der vordere Zusammenschluß der Brustflossen, *a* bei Trygon, *b* bei Myliobatis. (Nach Jaekel.)



c

Fig. 59c. Zerlegung der „Kopfflosse" bei Ceratoptera.

4. Unterordnung Palaeosquali m.

Haiförmige Selachier ohne Rostralbildung. Zähne mit breitem einwärts gewendeten Sockel und außenständigen Spitzen. Rückenstacheln fehlen. Die Paarflossen der älteren Formen mit axialer Hauptachse. Analflosse vorhanden, Schwanzflosse wenig spezialisiert. Palatoquadratum vor und hinter den Orbita befestigt. Devon bis jetzt.

Hierher gehören die Familien der Cladodonten, Pleuracanthiden, und die lebende Chlamydoselache. Von diesen sind die Cladodonten als älteste, gut bekannte Haie besonders ausgezeichnet durch lange,

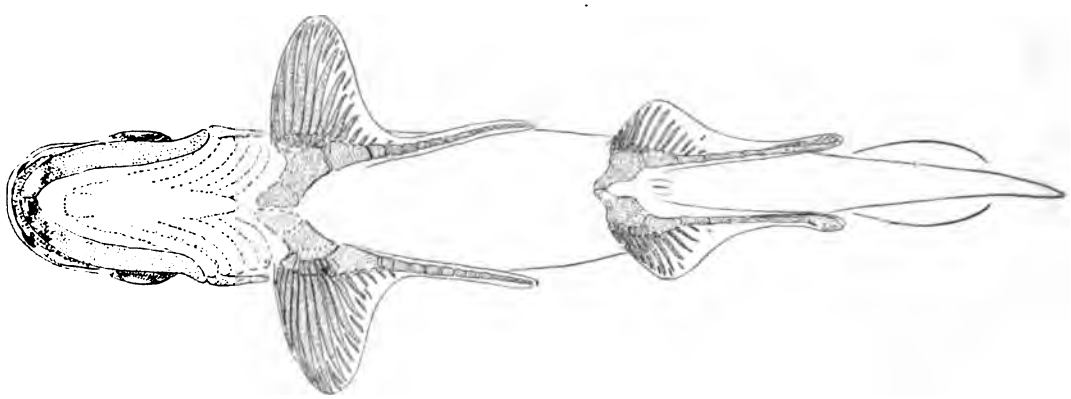


Fig. 60. Cladodus. Unterseite rekonstruiert. Karbon. (Nach Jaekel.) $^1/_6$ nat. Größe.

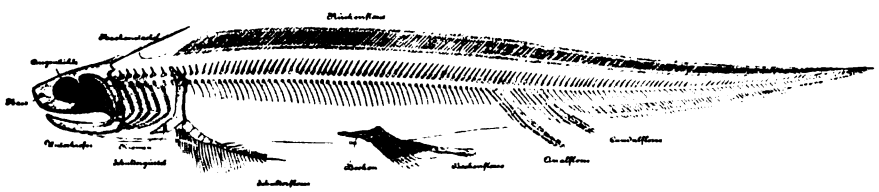


Fig. 61. Pleuracanthus sessilis Jordan sp. Unt. Perm. Saarbrücken. Restauriert. (Nach Jaekel.) $^1/_4$ nat. Größe.

den Pterygopodien der Bauchflossen entsprechende metapterygiale Längsachsen und durch einen mehrkränzigen Sklerotical ring. Bei den karbonischen und permischen Pleuracanthiden sind die Vorderflossen archipterygial, d. h. mit vorderen und hinteren Nebenstrahlen an einer Hauptachse, ein Kiemendeckel bedeckte die Kiemen, am Hinterkopf saß ein zweiseitig gedornter Stachel auf.

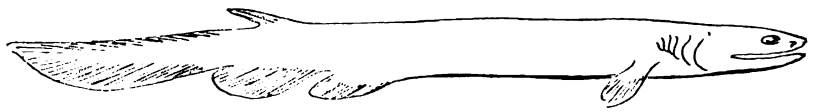


Fig. 62. Chlamydoselache anguineus. Lebend, Pacific. $^1/_8$ nat. Größe.

5. Unterordnung Rhinae.

Rochenförmige Bodenfische mit ausgebreiteten, aber nicht mit dem Kopf verwachsenen Schulterflossen, ohne Rostrum, mit einer äußeren Zahnspitze auf einwärts ausgebreiteter Wurzel. Ohne Analflosse. Rückenflossen auf dem Schwanz, der mit steifer Endflosse versehen ist. Seit dem oberen Jura kaum verändert. Rhina (Squatina, Meerengel) bis zur Gegenwart.

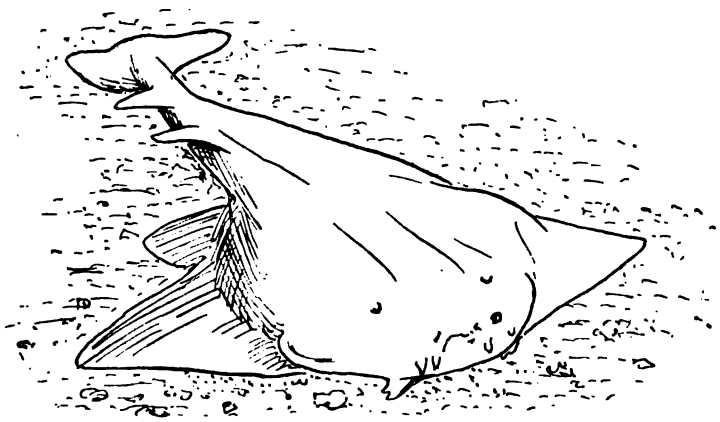


Fig. 63. Rhina squatina, lebend, Nordsee. Nach der Natur gezeichnet. $^1/_{20}$.

6. Unterordnung Notidani.

Spindelförmige Haie mit 6 oder 7 Kiemenspalten vor den Schulterflossen, schwacher Rostralbildung, mit einer Rücken- und Analflosse. Zähne mehrspitzig, im Unterkiefer schneidend. Wirbelsäule schwach verkalkt.

Hierhin gehören zahlreiche fossile Formen seit dem Jura und die lebenden Gattungen Hexanchus, Notorhynchus (Heptanchus, Notidanus).

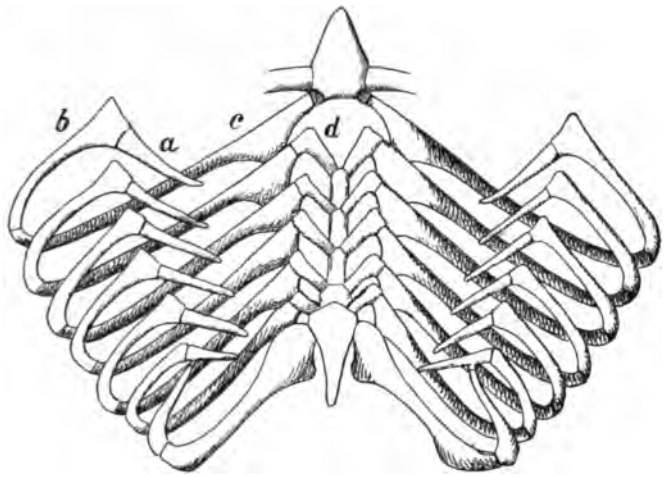


Fig. 64. Kiemengerüst von Notorhynchus (Heptanchus) von oben gesehen. (Nach Gegenbaur.)

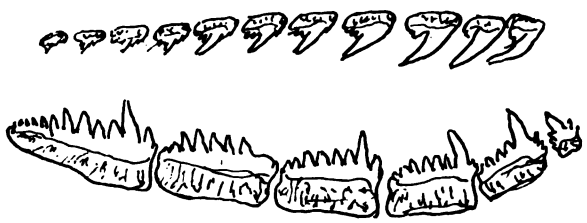


Fig. 65. Gebiß der rechten Kieferäste von Notorhynchus (Heptanchus) cinereus; aus dem Atlantischen Ozean.

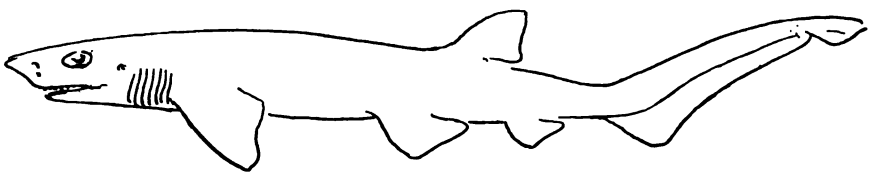


Fig. 66. Notorhynchus (Heptanchus, Notidanus) maculatus. Lebend. Pacific.

7. Unterordnung Spinacidi.

Spindelförmige Haie mit einfachem Rostrum, 5 Kiemenspalten, 2 Dorsales, die meist mit Flossenstacheln besetzt sind, ohne Analflosse. Gebiß mannigfaltig, im Unterkiefer schneidend, Zähne meist einspitzig.

Hierhin gehören die Spinacidae mit Squalus acanthias, die Echinorhinidae mit eigenartigen Stachelplättchen auf dem Rücken und mehrspitzigen Zähnen und die Pristiophoridae mit langem Rostrum, dessen Seitenränder mit verschieden großen Hautzähnen besetzt sind.

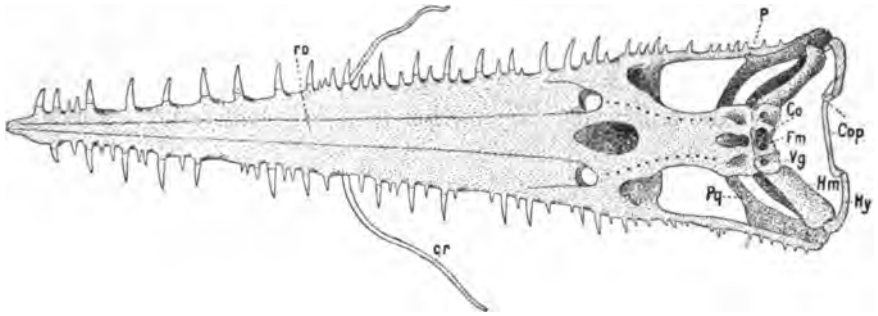


Fig. 67. Schädel des lebenden Pristiophorus cirratus. (Nach Jaekel.) Südsee.

8. Unterordnung Trirostri.

Haiförmig mit 5 Kiemenspalten, dreiteiligem Rostralknorpel. 2 Dorsales ohne Stacheln, Analis vorhanden, Schwanzflosse meist spezialisiert. Zähne mit scharfer innen aufragender Hauptspitze. Hoch entwickelte Raubfische. Jura bis jetzt. Familie Scyllidae, Scylliolamnidae, Lamnidae, Carcharidae, Mustelidae.

Diese durch ihre dreiteilige Rostralbildung charakterisierte Gruppe umfaßt die gegenwärtig sehr formenreichen typischen Haie, unter denen die Scylliden den ältesten, seit dem Jura bekannten Typus bilden. Ihr

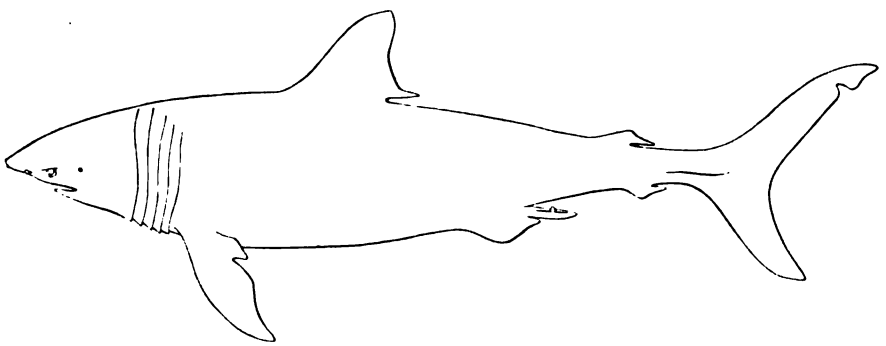


Fig. 68. Selache maxima. Lebend, Cuv. Atlantik. $^1/_{120}$ nat. Größe. (Nach einem Exempl. des Brit. Mus.) Arktische Meere.

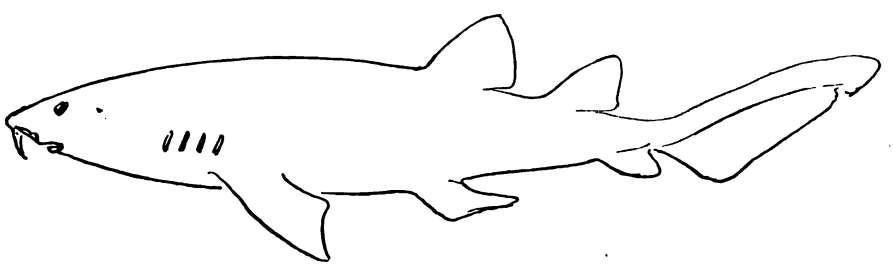


Fig. 69. Ginglymostoma cirratum gm. L. sp. Lebend. $^1/_6$ nat. Größe. Atlantic.

unteres Schwanzsegel ist noch schwach, während es in den höher entwickelten Formen der Lamniden und Carchariden dem oberen Schwanzende gleichförmig wird (Fig. 68). Einen bemerkenswerten Typus bildet unter den Carchariden der Hammerhai (Fig. 70) mit seinem sonderbar verbreiterten Kopf.

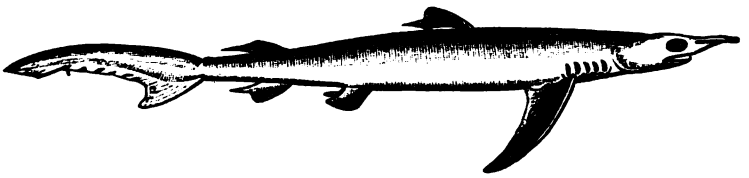


Fig. 70. Carcharias glaucus, der Blauhai. Etwa $^1/_{30}$. (Nach Müller u. Henle.)

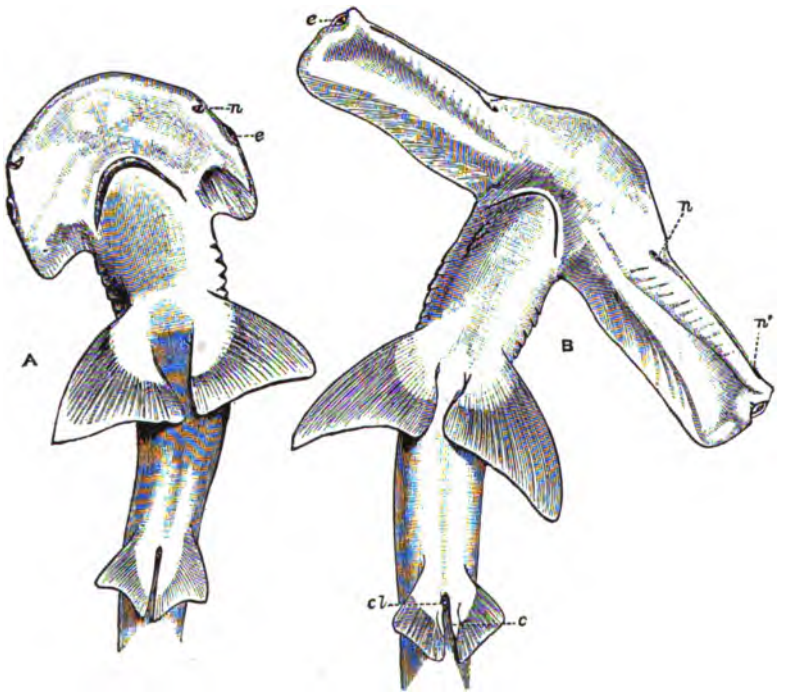


Fig. 71. Kopf des Hammerhai Zygaena malleus im Jugendstadium (*A*) und im erwachsenen Zustand (*B*). (Nach Boulenger.) Südliche Meere.

9. Unterordnung Rhinoraji Jkl.

Rochen mit 5 ventral gelegenen Kiemenlöchern mit weit ausgebreiteten, vorn durch ein löffelförmiges Rostrum getrennten Brustflossen; Zähne klein pulpodentinös, zweiwurzelig. 2 Rückenflossen auf dem Schwanz, keine Analis, Schwanzflosse anfangs wohl entwickelt, später oft rückgebildet. Oberer Jura bis jetzt.

Familie Rhinobatidae, Pristidae, Torpedinidae, Rajidae, Cyclobaedait.

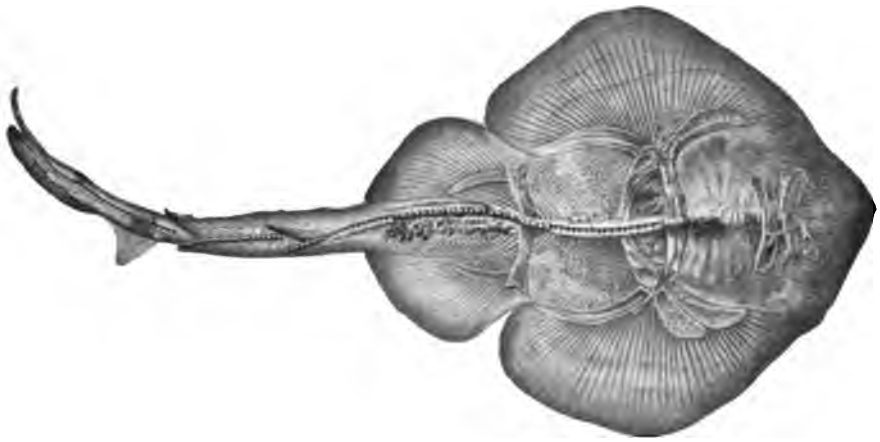


Fig. 72. Belemnobatis, ein Rhinobatide mit Flossenstacheln an den kaudalen Rückenflossen. Aus dem oberen Jura von Cirin. (Nach Thiollière.)

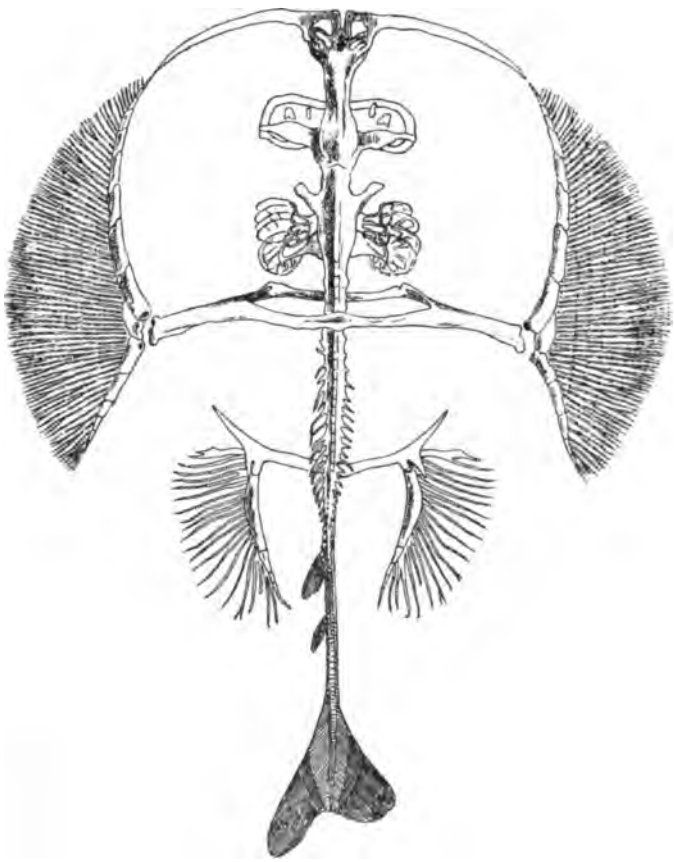


Fig. 73. Skelett von Torpedo, deren Schulterflossen durch die elektrischen Organe weit auseinandergedrängt sind. (Nach Jaekel.)

Fig. 74. Die Schwimmbewegung einer lebenden Raja. Unter der wellig bewegten Brustflosse die 5 Kiemenspalten, an den Beckenflossen vorn der Lauffinger, hinten die genitalen Pterygopodien.

III. Stufe. Klasse **Teleostomata** Cope.

Die Teleostomata, unter denen Edward Cope die Ganoiden und Teleostier zusammenfaßte, sind wohl begründet durch den phylogenetischen Zusammenhang der genannten Abteilungen, deren Verwandtschaft schon in dem System Joh. Müllers hervortritt. Nicht nur die terminale Lage des Mundes, die ihren Namen veranlaßt hat, sondern eine ganze Summe anderer Eigenschaften unterscheidet diese Klasse von den vorher genannten Malacostomen und Hypostomen. In erster Linie scheint mir die Form typischer Schuppen bemerkenswert, die mit ihrem Hinterrand wie die Ziegel eines Daches die beiden folgenden Schuppen flach überlagern, mit denen sie in rhombischer Stellung ihrer Zentren alternieren. Dann ist ihre Verknöcherung in viel höherer Weise spezialisiert als bei den übrigen Fischen, aber die starken Wandlungen, die sie in der Phylogenie der verschiedenen Gruppen erfährt, schränken die systematische Verwertung dieses Momentes für die ganze Klasse erheblich ein. In einem Punkte aber liefert diese höhere Spezialisierung des Skelettes ein wichtiges Merkmal, nämlich in der acrodonten Bezahnung der Kieferknochen. Außerdem kommt es bei den Teleostomen zwar vielfach zu einer teilweisen miogenetischen Persistenz des Knorpels, aber niemals zu dessen eigenartigen Kalkinkrustationen, wie sie bei Cyclostomen und vor allem bei Selachiern auftraten. Wir müssen aber im Auge behalten, daß echte Verknöcherung sich sowohl bei älteren Malacostomen (z. B. Cephalaspis, Pterichthys) wie auch bei Hypostomen (Placodermi) fand, und daß sich ein knöchernes Innenskelett auch nicht erst später bei den Teleostiern entwickelte, sondern bereits bei devonischen Ganoiden vorhanden war, daß es vielmehr bei diesen mit der Zunahme ihrer Hautpanzerung verloren ging und dadurch einer Persistenz des Knorpels vielfach Platz machte.

Vier Kiemen sind von fünf Kiemenbögen gestützt und von einem Apparat beweglicher Kiemendeckel geschützt, die den Raum hinter und unter dem Kopf einnehmen. Dieses Verhältnis ist fest konsolidiert,

während bei älteren Typen die Kiemen aus dieser primären Lage in die Halsregion verschoben und dort in ihrer Zahl bisweilen erheblich vermehrt sind. In diesen und anderen Punkten besteht also keine direkte Beziehung der Teleostomen zu den älteren Fischtypen. Das spricht für eine selbständige Entstehung der Teleostomen aus Landtieren, ebenso wie die Gliederung des Schädelskelettes, die vielmehr der der ältesten Tetrapoden als der der Placodermen ähnelt. Von einer engeren Homologie einzelner Elemente wird aber auch hier keine Rede sein können. Dagegen spricht nicht nur die Schwierigkeit, eine Homologie der einzelnen Elemente durchzuführen, sondern vor allem die diesbezügliche Verschiedenheit der ältesten Teleostomen-Typen untereinander.

Die Dipnoer sind wegen der lungenartigen Ausbildunng ihrer Schwimmblase und wegen des axialen Baues ihrer Paarflossen zunächst für eine ganz eigenartige Gruppe von Fischen gehalten, ja sogar zwischen Fische und Tetrapoden als Übergangstypus gestellt worden. Diese Auffassung kann man jetzt, nachdem wir deren ältere Vorfahren kennen, und die Organisation der Ganoiden zum Vergleich heranziehen können, unbedenklich aufgeben. Die ältesten Dipnoer sind von primitivsten rundschuppigen Ganoiden kaum zu trennen, sie haben sich aber von diesen schnell selbständig abgezweigt und deren primitive Organisation in vielen Punkten bis zur Gegenwart erhalten. Eigenartig bleibt von Anfang an ihre breite Gaumenbezahnung, wenn auch typische Kieferrandzähne älteren Dipnoern nicht fremd sind. In ihrer gesamten Organisation sind sie allerdings seit devonischer Zeit, wie zuerst L. Dollo zeigte, unter ihren Ganoidenzustand heruntergesunken. Wenn wir alles berücksichtigen, können wir nicht umhin, die Dipnoer in engsten Konnex mit den älteren rundschuppigen Ganoiden zu bringen, zumal auch deren älteste Typen wohl als Lungenfische im physiologischen Sinne aufzufassen sind.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bezüglich der sehr alten Gruppe der Acanthodier, die schon im Obersilur erscheinen, dort noch ganoidenartig aussehen und dann im Laufe des Paläozoikums in verschiedenen Punkten nahezu bis zur Organisationsstufe der Selachier degenerieren. Für sie ist ein unmittelbarer oder auch nur allgemeiner Anschluß an älteste Ganoiden historisch nicht mehr nachweisbar, immerhin führt uns die ganze Tendenz ihrer Entwicklung rückwärts zu Ganoiden und zu keinem anderen Typus der bisher bekannten Fische. So scheint es richtig, sie den Teleostomen einzuordnen, ihnen aber innerhalb dieser Klasse eine selbständige Nebenstellung anzuweisen. Sie mögen sich von unbekannten Ahnen der Teleostomen abgezweigt haben, so daß wir sie als primitive Nebenordnung einer präsumierten ersten Hauptordnung ansehen können. Bei jeder anderen Gliederung hätte man bei der

fehlenden Raumtiefe des alten Systems die Acanthodier den übrigen Teleostomen als gleichwertige Unterklasse gegenüberstellen müssen.

Die systematische Einteilung der typischen Teleostomen in Ganoiden und Teleostier ist manchen Bedenken begegnet, die z. T. auf noch unüberwindlichen Schwierigkeiten fußen. Verschiedene innere Merkmale, die man zur Trennung der lebenden Ganoiden und Teleostier verwandte, sind nicht nur stammesgeschichtlich an den fossilen gar nicht zu kontrollieren, sondern auch innerhalb der lebenden Formen nicht mehr durchführbar. Die spezifische Gliederung des Skelettbaues aber, die sich überall als der sicherste und allein brauchbare Boden systematischer Gliederungen der Wirbeltiere erwiesen hat, läßt uns hier leider auch noch vielfach im Stich. Der Umstand, daß die Erhaltung der Gesamtform der fossilen Fischskelette deren ungefähre Vergleichung mit anderen und lebenden in der Regel leicht ermöglichte, und dadurch ihrer geologischen Verwendung als Leitfossilien Genüge leistete, hatte zur Folge, daß wir uns um die Einzelheiten ihres Skelettbaues, namentlich ihrer Schädelanatomie, noch sehr wenig bekümmert haben. Einige Autoren, wie namentlich R. H. Traquair, O. M. Reis und A. Smith-Woodward haben in ihren Beschreibungen fossiler Fische einen Anfang damit gemacht, aber von einer befriedigenden Kenntnis kann nur erst bei sehr wenigen Formen gesprochen werden. So fehlt nun zumeist eine solide Grundlage für phylogenetische Konstruktionen. Dazu kommt die fast unübersehbare Menge lebender Teleostier, die fast 95% aller lebenden Fische ausmachen und sich seit der oberen Kreide bei der Eroberung des tieferen Meeres teilweise zu höchst absonderlichen Gestalten spezialisiert haben.

Verschiedene Faktoren komplizieren das Verhältnis der Ganoiden zu den Teleostiern. Daß die letzteren aus den ersteren hervorgingen, ist wohl niemandem mehr zweifelhaft, und daß die Rückbildung des Hautskelettes sowie die gleichzeitige Kräftigung des Innenskelettes für den Paläontologen das wesentliche Moment in diesem Umbildungsprozeß bedeutet, dürfte auch kaum zweifelhaft sein. Die Frage ist nur, ob dieser Übergang von Ganoiden zu Teleostiern nur an einer oder an mehreren Stellen erfolgte. Naturgemäß würden die letzteren nur dann eine phyletisch-systematische Einheit bilden, wenn der Übergang nur in einem Formenkreise erfolgte. Daß dieser Formenkreis Familien und vielleicht sogar eine ganze Ordnung umfassen könnte, würde die übliche Fassung des Begriffes monophyletischer Einheiten nicht alterieren, denn eine „Phyle" läßt sich systematisch etwa als Ordnung auffassen. Gehen wir nun die Ordnungen der „Ganoiden" durch, so kann von diesen wohl nur die Ordnung der actinopteren Eckschupper als Ausgangspunkt der Teleostier in Betracht kommen.

Die miogenetische Reduktion des Schuppenpanzers auf die ältere und einfachere Form dünner Rundschuppen ist anscheinend selbständig an mehreren Stellen erfolgt, ich erinnere an die Familie der Amiaden, Belonorhynchiden, an die Eugnathiden, Caturiden und an die Pholidophoriden und deren Beziehung zu den Oligopleuriden.

Nun scheint indes, daß sowohl die Belonorhynchiden wie auch die Amiaden ohne weitere Nachkommenschaft ausstarben, und daß es keine erheblichen Schwierigkeiten bereitet, ihre Formenreihen bei den Ganoiden zu belassen, obwohl sich ihre letzten Endglieder in der Richtung der Teleostier vom Typus der Ganoiden entfernten. Dann bleibt aber nur ein verhältnismäßig enger Kreis übrig, aus dem die ältesten Malacopterygier hervorgingen; es sind das die Familien der Pholidophoriden, Caturiden, Eugnathiden und Oligopleuriden, die mit der Rückbildung des Ganoidenpanzers die Verknöcherung der Wirbelsäule verbanden. Bei dieser Sachlage scheint mir aber die Aufrechterhaltung der alten Abteilungen der Teleostier als Unterklasse der Teleostomata gerechtfertigt.

Die bisherigen phylogenetischen Grundlagen der Entwicklung der Teleostomen würden dann etwa in folgendem System einen kurzen Ausdruck finden:

Klasse **Teleostomata** Cope.

I. Vorstufe. Unterklasse Proostea m.

Nebenordnung Acanthodi.

II. Hauptstufe. Unterklasse Holostea m.

(Vorphase Crossopterygii Huxley.)

1. Hauptordnung	Cyclolepidi	Nebenordnung	1α Dipnoi
		„	1β Coelacanthi
		„	1γ Onychodonti
2. „	Osteolepidi	„	2α Polypteri

(Hauptphase Actinopterygii Smith-Woodward.)

3. Hauptordnung	Heterocerci	Nebenordnung	3α Pycnodonti
		„	3β Belonorhynchi
4. „	Lepidoti	„	4α Aspidorhynchi
		„	4β Lepidostei
5. „	Amii	„	4γ Belonorhynchi

III. Oberstufe. Unterklasse Teleostea Joh. Müller.

1. Hauptordnung	Malacopteri	Nebenordnung	Ostariophysi
		„	Symbranchii
		„	Apodes

2. Hauptordnung	Haplomi	Nebenordnung	2α	Heteromi
		„	2β	Catosteomi
		„	2γ	Percesoci
3. „	Acanthopterygii	„	3α	Opisthomi
		„	3β	Pediculati
		„	3γ	Plectognathi

Bei vorstehenden Gesichtspunkten ergibt sich folgende Definition der Teleostomen:

Fische mit echten dachziegelartig übergreifenden Schuppen, mit vornständigem Mund, mit acrodonten Zähnen auf den Deckknochen der Kiefer. Innenskelett meist verknöchert. 4 Kiemen zwischen 5 Kiemenbögen, von einem Apparat von Kiemendeckeln bedeckt, unter diesen einzeln geöffnet. Beide Paarflossen meist wohl entwickelt, die hinteren öfters nach vorn verschoben oder rückgebildet. Flossenskelett ursprünglich mehr axial, später ganz actinal gebaut. Schädeldachknochen wohl gesondert, in der Regel paarig.

Vorstufe. Unterklasse **Proostea** m.

Die Acanthodier, die bisher den einzigen Bestandteil dieser Stufe bilden, lassen sich den höher organisierten Ganoiden nicht unterordnen. Ihre Organisation weicht fast in allen Verhältnissen nicht unwesentlich von der der höheren Teleostomen ab und steht namentlich auch in dem Mangel von Knochenzellen auf der tiefsten Stufe der Teleostomen. Darauf wurde ihr Name „Proostea“ basiert. Innerhalb einer solchen ersten oder Vorstufe erscheinen aber die Acanthodier nicht als primitiver Typus, von dem etwa die Ganoiden abgeleitet werden könnten, sondern als ein aberranter Seitenzweig, der auch in der Folge durch Degeneration so tief unter die Organisationsstufe der Klasse heruntersank, daß es nicht wunderbar ist, daß einzelne Autoren auf Grund des Studiums dieser letzten Dekadenten die ganze Ordnung mit den niedriger organisierten Selachiern in systematische Beziehung bringen wollten.

Die älteren Formen erweisen sich aber deutlich als ganoidenähnliche Teleostomen, vor allem durch ihr gesamtes Hautskelett und ihre Flossenbildung. In letzterer erreichten sie sogar schnell eine höhere Stufe als die älteren Ganoiden.

Bei dieser abseitigen Spezialisierung der Acanthodier ist es kaum möglich, die Vorstufe, aus der sie stammen, näher zu präzisieren, aber einige Organisationsverhältnisse möchte ich doch unter diesem Gesichtspunkt hervorheben.

Die paarigen Gliedmaßen sind als Flossen wohl ausgebildet. Bei einem Typus kommen aber seriale paarige Anhänge vor, die zwar nur durch ihr stachelartiges Dermalskelett den Paarflossen naherücken, aber doch als Rudimente bezw. epistatische Rückschläge zu der Anlage einer größeren Zahl metamerer Gliedmaßen aufgefaßt werden könnten. Der innere Schultergürtel von Acanthodes weist eine vierteilige Zusammensetzung auf, deren Teile man entsprechend denen der Tetrapoden als Suprascapulare, Scapulare, Coracoid und Praecoracoid bezeichnen kann. Die Form und manche Besonderheit dieser Teile erinnert durchaus an die primitiven Formen des Tetrapoden-Schultergürtels. Da der innere Schultergürtel bei den übrigen Fischen ganz andere Wege der Differenzierung einschlägt, ist die tetrapodenartige Ausbildung desselben bei

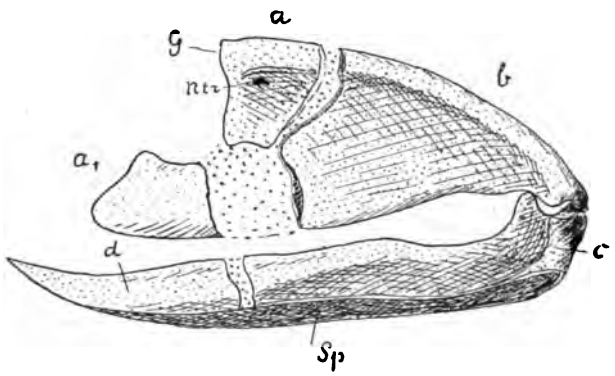


Fig. 75. Mundskelett von Acanthodes Bronni Goldfuß aus dem unteren Perm von Lebach b. Saarbrücken. Nat. Größe. (Nach Jaekel.) *a—d* die vier Stücke des primären Mundbogens, *G* das Gelenk an der Postorbitalecke, *Ntr* Nervenloch, a_1 die primäre Unterlage des Maxillare und des Palatinums anderer Wirbeltiere, *Sp* ein rudimentäres Spleniale.

einem so niedrigen Teleostomentypus nicht zu unterschätzen. Zu einer planmäßigen histologischen Untersuchung des Skelettbaues der Acanthodier bin ich leider noch nicht gekommen und wage deshalb auch darüber noch kein Urteil abzugeben, ob der Mangel echter Knochenkörperchen bei den jüngsten Acanthodiern als primär anzusehen ist. Beachtenswert ist jedenfalls, daß bei den älteren Formen ein Hautskelett wohl entwickelt ist, auch die Schuppen wirkliche Deckschuppen sind, während sie später zu rhomboidischen Kleinschuppen reduziert sind. Die Mundbogenteile zeigen noch eine sehr primitive Ausbildung und namentlich eine vierteilige Gliederung des Mundbogens (Fig. 75), die den sekundären Charakter des sogenannten Palatoquadratums dokumentiert.

Nebenordnung **Acanthodi.**

Mäßig große kleinschuppige Teleostomen mit epicerkem Schwanz, langen, in der Regel längsgefurchten, Stacheln vor den Rumpfflossen, mit weiter Mundspalte, vierteiligem Mundbogen, teilweise mit acrodonten oder stephanodonten Zähnen, meist unbezahnt. Augen mit vierteiligem Scleroticalring, sonstige Deckknochen schwach entwickelt, bei den jüngeren Formen meist rückgebildet. Innerer Schultergürtel vierteilig, tetrapodenartig geformt. Zwei Seitenlinien am Rumpf, z. T. mit dorsalen Kommissuren.

Die meisten Eigenschaften dieser kleinen, aber sehr eigenartigen Gruppe ältester Fischtypen waren in degenerativer Wandlung begriffen, so daß sie kaum in eine feste Definition zu fassen sind. Die ältesten Acanthodier stehen alten Ganoiden relativ nahe, die jüngeren degenerieren so, daß sie schließlich in manchen Punkten Selachiern ähnlich werden. Die älteren sind Rundschupper, die jüngeren Kleinschupper. Bei älteren Formen mit echten Deckknochen finden sich auch acrodonte Zähne.

1. Unterordnung Diplacanthi.

2 Dorsalflossen. Schuppen relativ groß, gerundet, übergreifend. Stacheln vor allen Rumpfflossen. Schädeldeckknochen wohl entwickelt, zahlreich. Kiemenregion und Schultergürtel z. T. mit Deckknochen, z. T. stachelartige Bildungen an der Bauchseite in biserialer metamerer Anordnung. Obersilur bis Devon. Fam. Ischnacanthidae, Diplacanthidae.

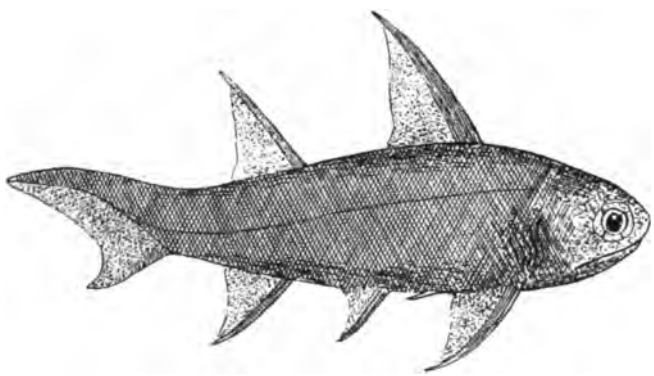


Fig. 76. Diplacanthus striatus Agassiz. Mitteldevon von Schottland. Nat. Größe. (Nach Traquair.)

2. Unterordnung Acanthodi.

1 Dorsalflosse. Dermalskelett am Kopf und Schultergürtel größtenteils rückgebildet. Hierher gehören die Acanthodier mit Chiracanthus und Acanthodes (Fig. 75) und die Acanthodopsidae mit stephanodonter Bezahnung (Acanthodopsis im englischen Karbon).

II. Stufe. Unterklasse **Holostea** m.

Die zweite Stufe der Teleostomen-Entwicklung kann man, da sie eine ziemlich klare geschlossene Einheit bildet, auch als systematische Einheit auffassen. Sie deckt sich nicht ganz mit Joh. Müllers Begriff der Ganoiden, da einerseits die Grenzen gegen die Teleostier hier etwas anders gezogen sind, und andererseits die sogenannten Knorpelganoiden, die Störe, ganz von den Ganoiden getrennt wurden. Ihre Benennung Holostea steht in Einklang mit den Bezeichnungen der beiden anderen gleichwertigen Abteilungen, den Proostea und Teleostea und ist basiert auf das typische Kennzeichen der Unterklasse, der echten Verknöcherung, die ja bei den Acanthodiern fehlte, und bei den Teleostomen nachträglich elastischeren Formen der Skelettbildung wich.

Die Schuppen sind echte Deckschuppen, aber selten noch auf der primitiven Stufe dünner Rundschuppen, sondern meist verdickt, eckig geformt, durch Zapfen in vertikalen Reihen miteinander verbunden und außen mit Schmelz bedeckt. Derselbe ist typischer, scharf vom Dentin gesonderter prismatisch strukturierter Schmelz, der aber in mehreren, bisweilen zahlreichen Schichten abgelagert ist. Diese Schmelzbedeckung des Hautskelettes ist von allen Wirbeltieren allein für die Holostea typisch. Den früher zu den Ganoiden gestellten Stören fehlt dieselbe auf den sogenannten Schuppen. So wäre nach Ausscheidung der letzteren der Name Ganoiden für den Kreis in seinem jetzigen Umfang besonders typisch. Die Zähne sind acrodont und in der Regel auch noch wenigstens teilweise mit Schmelz überzogen. Allerdings setzt hierin ein Umbildungsprozeß ein, der bei den Teleostiern dann allgemeine Bedeutung erlangt zu haben scheint. Bei älteren Holostea findet sich sogar eine labyrinthoide Einfaltung des Zahnkegels, die auffällig an die entsprechende Ausbildung der Zähne von Labyrinthodonten erinnert. Man bezeichnet hier die ganz analoge, wenn nicht homologe Ausbildung als „dendrodont".

Während für die Mehrzahl der Holostei die epicerke Ausbildung des Schwanzes, d. h. die Aufbiegung des Wirbelsäulenendes in ein oberes Schwanzsegel typisch ist, findet sich bei einigen Typen eine horizontale Streckung der Wirbelsäulenachse und eine gleichmäßige Entwicklung eines oberen und unteren Schwanzsegels an der zweckmäßigsten Druckstelle, nämlich etwas vor dem Schwanzende. Daraus entstehen dann Flossentypen, bei denen das Schwanzende median aus einer oben und unten symmetrischen Flossenbildung hinausragt und als „Pinselflosse" bezeichnet wurde. Für derartige Typen dürfte der Name Diplocerci zutreffender sein. Aus einer Reduktion der Druckleistung des Schwanzendes und einer indifferenten Seitenbewegung des ganzen

Körpers auf schlammigem Boden resultiert dann in mehreren Fällen ein amphicerker Schwanztypus, der den niedrigen Schwanzflossenbildungen schwimmender Tetrapoden ähnlich wird.

Als Ausdruck von Stufen der Entwicklung kann man namentlich die crossopterygiale und die actinopterygiale Ausbildung der Paarflossen und die heterocerke sowie die homocerke Ausbildung des Schwanzes betrachten. Die crossopterygiale Flossenbildung ist der natürliche Ausgangspunkt und das Anfangsstadium aller älteren Fischtypen und zwar nicht nur der „Crossopterygier", wogegen sich die Verkürzung der Flossenachse auf verschiedenen leider historisch schwer kontrollierbaren Wegen vollzog. Die starke Heterocerkie permischer Ganoiden besitzt gegenüber triassischen und jurassischen Nachkommen nur eine graduelle und für die einzelnen Formenreihen verschiedene Bedeutung. Auch die Verknöcherung der Wirbelsäule bildet nicht so einfache Gegensätze, wie man früher annahm. Einerseits zeigen schon devonische Ganoiden verknöcherte Wirbelkörper, andererseits erhalten noch jurassische Typen die Chorda in weitem Umfange, obwohl sie in allen übrigen Verhältnissen zu Teleostiern geworden sind. Die Intensität der Verknöcherung der Wirbel hängt vor allem von der Energie der Bewegung ab, die allerdings durch die Gesamtform des Körpers in verschiedene Bahnen geleitet sein kann. Ein unmittelbarer Zusammenhang besteht dabei nicht zwischen der Kräftigung der Wirbelsäule und der Rückbildung des Hautskelettes. Das letztere kann wie bei den Caturiden reduziert sein, ohne daß die Verknöcherung der Wirbel eintrat, und ebenso kann umgekehrt der Hautpanzer noch kräftig ausgebildet sein, und doch gleichzeitig wie bei einigen Pholidophoriden die Wirbelsäule verknöchern.

Bei dieser Sachlage kommen wir in einzelnen Fällen in Konflikt, ob wir Formen noch den Ganoiden oder schon den Teleostiern zuzählen sollen. Es betrifft diese Frage namentlich die Pholidophoriden, Pachycormiden, Belonorhynchiden und Amiaden. Es scheint mir nun zweckmäßig, diejenigen Formenkreise bei den Ganoiden zu belassen, die sich zwar in ihren Endformen den Teleostiern nähern, aber keine weitere Entwicklung in deren Typus erfahren haben, also namentlich die Amiaden, Pholidophoriden, Belonorhynchiden. Andererseits stehen Formen wie die Pachycormiden und Caturiden den Teleostiern schon sehr nahe, wenn auch die Ausbildung ihrer Wirbelsäule, ihre Schwanzbildung und andere Merkmale die Entwicklungsstufe der Teleostier noch nicht klar zum Ausdruck bringen.

Bei dieser Einteilung würden die Teleostier mit zwei nahe verwandten Typen aus den Lepidoti hervorgehen, einerseits aus kräftigen Raubfischen, den Caturiden, andererseits mit harmloseren herdenförmig

lebenden Leptolepiden, die sich als „physostome" Malacopterygii in die Familien der Clupeiden, Salmoniden und andere fortsetzen und zu besonderen Nebenordnungen der Ostariophysi, Symbranchii und Apodes spezialisieren. Innerhalb der einzelnen Formenreihen würde ich die Grenze da ziehen, wo der kräftige Panzer rhombischer Eckschuppen verloren geht und an seiner Stelle wieder die ältere und primitivere Form dünner Rundschuppen persistiert. Hiernach erhalten die Ganoiden eine leidlich scharfe Umgrenzung.

Hiernach sind die Holostea spindelförmige Teleostomen mit verkalkten meist schmelzbedeckten Schuppen, normal gestellten Paarflosssn, mit breitem Mund, der fast immer mit maxillären Randzähnen besetzt ist. Schwanz in der Regel epicerk mit terminaler (selten praeterminaler diplocerker) Endflosse. Wirbel vielfach unverknöchert. Bulbus arteriosus des Herzens mit wenigstens 3 Klappenreihen. Enddarm mit Spiralfalten. Schädel stegal, d. h. von einem geschlossenen Panzer von Hautknochen umhüllt. Nasen am Vorderrand. Augen anfangs weit vorn, meist ziemlich klein. Kiemendeckel meist wohl entwickelt, mäßig groß. Nasengruben in der Regel blind geschlossen, ohne Choanen nach der Mundhöhle.

I. Phase Crossopterygii, Quastenflosser, Huxley.

Als eine erste Stufe der Ganoidenorganisation hat man Formenkreise zusammengefaßt, für die von Huxley der Name Crossopterygier gegeben wurde. Er umfaßt Formen mit Quastenflossen, d. h. Flossen, in denen ein axialer, mit Schuppen bedeckter Teil deutlich markiert ist. Indem wir die Dipnoer wieder hier anschließen, gewinnt dieser Name und die auf ihn begründete Abteilung wenigstens als Phase wieder neue Berechtigung.

† 1. Hauptordnung **Cyclolepidi.**

Rundschuppige Ganoiden mit breitem Mund, spitzen meist dendrodonten Zähnen, axopterygialen Paarflossen, bauchständigen Beckenflossen, 2 Rückenflossen und einer Analflosse. Schwanz diplocerk oder epicerk. Im geschlossenen Schädeldach kleine Frontalia mit Epidyse, große Parietalia und ein einfaches Occipitale superius. 2 große Jugularplatten. Schulterskelett mit großen skulpturierten Cleithren. Devon bis Kreide.

† a) Unterordnung Holoptychii

mit langer Flossenachse, großen runzlig skulpturierten Schuppen, dendrodonten Zähnen und langer Schwanzachse. Oberdevon. Karbon. Fam. Holoptychidae, Gyroptychidae, Rhizodontidae.

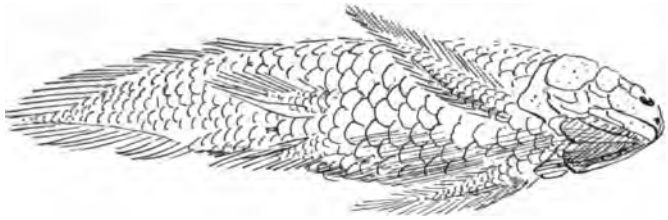


Fig. 77. Glyptolepis leptopterus Ag. aus dem Mitteldevon von Schottland, schräg von unten gesehen. $^1/_2$ nat. Größe.

† b) Unterordnung Diplocerci

mit dorsaler und ventraler Flossenbildung vor dem amphicerk umrandeten Schwanzende. Flossenachse kurz und breit. Flossenstrahlen stärker entwickelt. Fam. Eusthenopteridae, Oberdevon. Fam. Coelacanthidae, Devon bis Kreide.

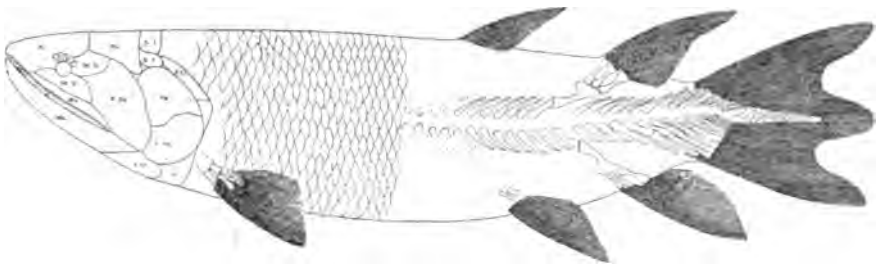


Fig. 78. Eusthenopteron Foordi Whiteaves. Oberdevon. Scaumenac Bay. Kanada. $^1/_3$. (Nach Whiteaves.)

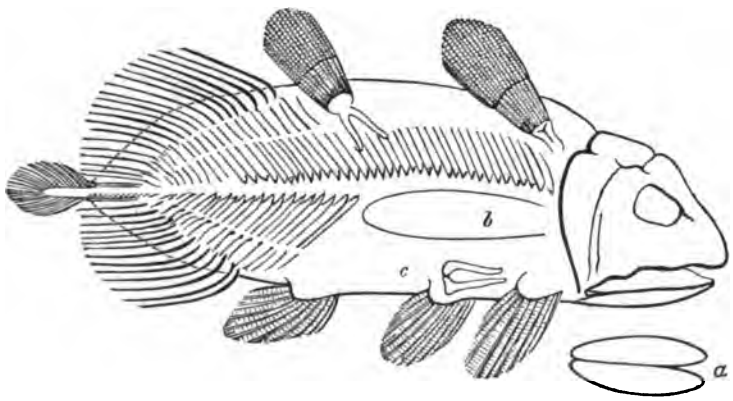


Fig. 79. Skelett eines Coelacanthiden (Undina) aus dem oberen Jura von Solnhofen, Bayern. (Nach A. Smith-Woodward.)

† c) Unterordnung Onychodonti.

Unvollständig nur im Schädelskelett bekannte Formen mit großen

sichelförmig gekrümmten Zahnreihen auf den Praemaxillen und der Symphyse des Unterkiefers. Schuppen klein, ziemlich dünn. Devon.

1. Nebenordnung **Dipnoa,** Lungenfische.

Spindelförmige am Ende komprimierte Süßwasserbewohner mit stumpfem Kopf, ventral unter dem Vorderrand gelegenen Nasen, mit großen, runden Blattschuppen, axopterygialen Paarflossen, knorpligem, oberflächlich verkalktem Innenskelett. Der unpaare Flossensaum meist wenig differenziert, seine Strahlen reiten auf je einem Bogenstücke der diplocoelen Wirbel. Schwanzflosse heterocerk oder amphicerk (gephyrocerk, *Dollo*). Oberkiefer am Cranium angeschlossen. Gebiß selten noch aus einer Zahnreihe am Kieferrand, meist mit einem Paar Vomerzähnen, immer mit je zwei breiten, radial gezahnten oder gefalteten Zahnplatten, die vegetarischer Nahrung angepaßt und vasodentinös strukturiert sind im Gaumen und Unterkiefer. Die Lunge noch nicht zu einer Schwimmblase vereinfacht und zeitweise in voller Atemfunktion. 4 Kiemen von einem großen Kiemendeckel bedeckt. Devon bis jetzt, immer selten, aber in Süßwasserschichten weit verbreitet.

Die älteren Formen stehen, wie zuerst Dollo betonte, in ihrer Flossenform und wohl auch in ihrer ganzen Organisation auf höherer Stufe als die jüngeren und besonders die lebenden Vertreter. Die Zahnplatten verlieren die Einzelhöcker, die ihnen ursprünglich aufsaßen und in die sie auch gelegentlich zerfallen, und spezialisieren dafür ihre Kaufläche durch korrespondierende Flächenwellung.

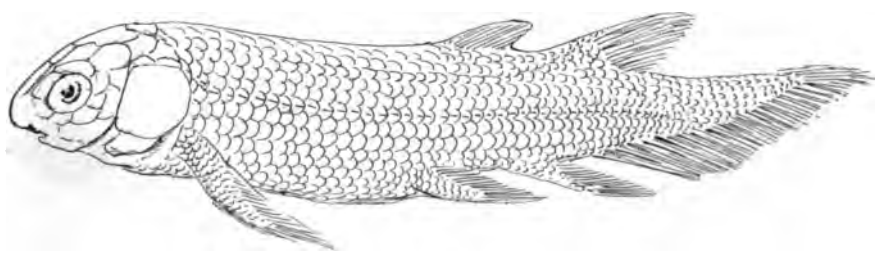


Fig. 80. Dipterus valenciennesi Sedg. u. Murch. Mitteldevon. Schottland.

Unterordnung Dipteri.

Schwanz heterocerk, von den beiden Dorsalflossen und der Analflosse scharf gesondert. Kopf vorn breit deprimiert, ganz mit Deckknochen bedeckt. Zahnplatten mit vielen Höckern. Biseriale Paarflossen mit langer beschuppter Achse. Devon. Fam. Dipteridae im Devon.

Nebenreihe Uronemi.

Kopf breit mit geschlossenem Schädeldach. Zahnplatten breit, in

irregulär gestellte Einzelhöcker zerlegt. Schwanz amphicerk. Uronemus, Karbon; Conchopoma, Perm.

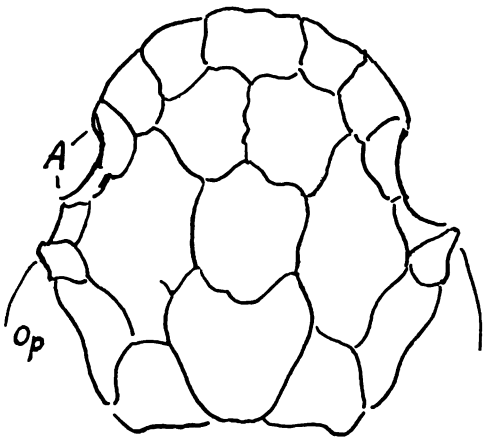


Fig. 81. Schädeldach von Conchopoma gadiforme Kner. Unt. Perm. Lebach, Saarbrücken. $^1/_1$. Restauriert.

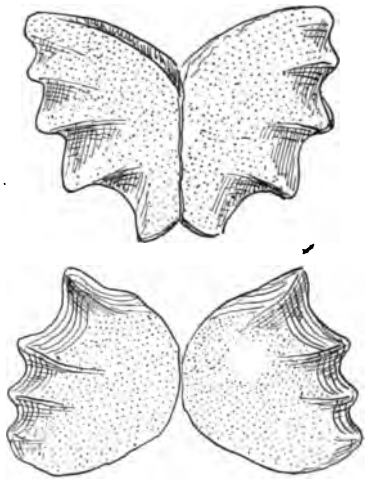


Fig. 82. Zahnplatten von Ceratodus Sturi Teller. Obere Trias. Lunz, Österreich. $^1/_2$.

Unterordnung Ceratodonti.

Schwanz und Rückenflossen verwachsen. Zahnplatten groß, z. T. mit gekerbten Radialleisten. Kopfknochen an Zahl verringert. Paarflossen biserial. Fam. Phaneropleuridae, Devon. Ctenodontidae, Sagenodontidae, Karbon, Perm. Ceratodontidae, Trias bis jetzt.

Fig. 83. Neoceratodus Forsterei Günther, sp. Australien. $^1/_6$. (Nach Boulenger.)

Unterordnung Protopteri.

Körper lang, walzenförmig. Paarflossen lang mit reduzierten Seitenstrahlen. Unpaare Flossen kontinuierlich, einen amphicerken Saum bildend. Schuppen klein und schwach. Kopf nicht breiter als hoch. Kopfknochen sehr verringert. Zahnplatten glatt mit wenigen tiefen Falten. Lepidosirenidae.

2. Hauptordnung **Osteolepidi.**

Ganoiden von normaler, gestreckter oder komprimierter Form, mit eckigen, durch Zapfen verbundenen Schuppen, die mit einer glatten, von Poren durchsetzten Schmelzlage bedeckt sind. Ihr Schwanz ist epicerk oder isocerk, ihre Paarflossen mit kurzer Achse. Ihr Kiemendeckelapparat wohl entwickelt. Ihre zahlreichen Zähne zugespitzt, meist dendrodont. 2 große Jugularia. Parietalia lang. Frontalia mit Epidyse. Paarflossen mit kurzer beschuppter Achse. Flossenstrahlen aus kleinen Schuppenreihen gebildet. 2 Rückenflossen.

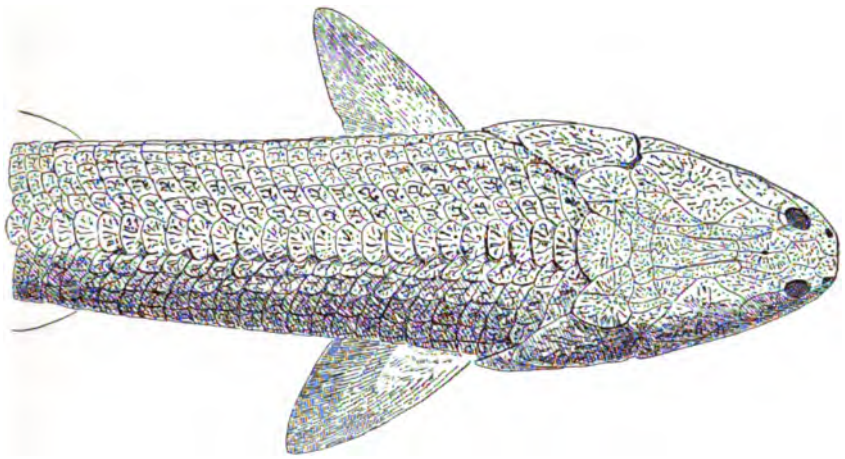


Fig. 84. Glyptopomus Kinnairdi. Oberdevon von Schottland. Wenig verkleinert.

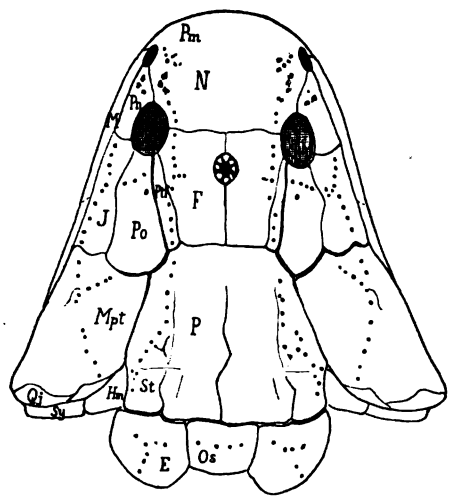


Fig. 85. Kopf von Osteolepis. Nat. Größe. Mit den vorn gelegenen Nasen, den Augen und dem von einem „Scleroticalring“ geschützten Scheitelauge in den Frontalia (*F*). (Nach Jaekel.)

Hierunter fasse ich nur paläozoische Formen zusammen, die im Devon und Karbon verbreitet sind, die Glyptopomiden, Osteolepiden, Megalichthyiden. Die sehr spezialisierten Polypteriden der Gegenwart scheide ich aus.

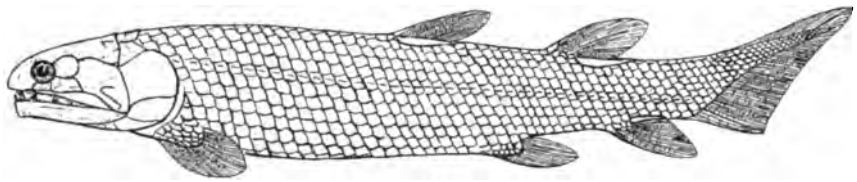


Fig. 86. Osteolepis macrolepidotus Ag. Mittel-Devon von Schottland. $^1/_2$ nat. Größe. (Nach Traquair.)

Nebenordnung **Polypteri.**

Walzenförmig gestreckte Fische mit mäßig dicken Eckschuppen, kurzen Achsen in den Paarflossen, deren hinteres Paar verschwinden kann. Rückenflossen in eine Anzahl kleiner Segel aufgelöst, die durch große Fulcra gestützt sind. Schwanzflosse äußerlich homocerk, hinten gerundet. Hierher die lebenden Polypterus und Calamoichthys.

Hauptordnung **Heterocerci** (= Palaeoniscidae Smith-Woodward).

Normal geformte Holostei mit langer epicerker Schwanzachse, mit eckigen gefalzten Schuppen, mit actinopterygialen Paarflossen, einer Dorsalis, einer Analis, meist mit Fulcren vor den Flossen. Kiemendeckel ziemlich klein, Deckknochen der Palatoquadratregion zu einer Einheit verbunden. Schultergürtel mit Infraclaviculis. Zähne klein, in der Regel spitz. Mundspalte weit.

Die Palaeoniscіden bilden einen Übergangstypus von Osteolepis-artigen Vorfahren zu den großen dickschuppigen Ganoiden des Mesozoikums. Sie scheinen eine formenreiche aber einheitliche Gruppe zu bilden, doch darf man nicht übersehen, daß ihre auffälligsten Eigenschaften wie namentlich ihre Heterocerkie nur eine typische Durchgangsstation, also eine Stufe auf dem Wege zur höheren Entwicklung der Ganoiden, aber keine selbständige Entwicklungsrichtung darstellt. Durch Einstellung in die Hauptreihe der Holostea suchte ich dieses Verhältnis zum Ausdruck zu bringen. Smith-Woodward hat die Palaeoniscіden mit den Chondrostei (Stören) vereinigt. Nachdem wir die letzteren ganz von den Holostea (Ganoidea) getrennt haben, ist eine engere Beziehung zu den Palaeoniscіden hier nicht diskutabel, und die Ähnlichkeit in ihrer äußeren Form lediglich als Parallelismus der Ent-

wicklung angesehen. Hierhin gehört als Unterordnung Microlepidoti die Gattung Cheirolepis (Fig. 87) mit winzigen rhombischen Schuppen. Durch die letzteren und ihre Körperform erinnert sie an die Acan-

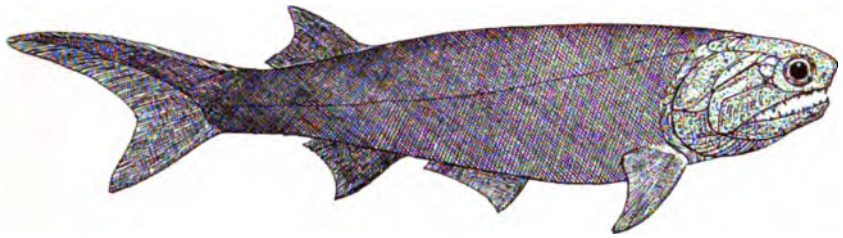


Fig. 87. Cheirolepis Trailli Agassiz. Mittel-Devon. Schottland. 1/2 nat. Größe. (Nach Traquair.)

thodier. Traquair hält es indes für ausgeschlossen, daß hier eine genetische Beziehung bestehen könnte. Die normale Unterordnung bilden die Palaeonisci des Karbon, Perm und der Trias, die alle durch

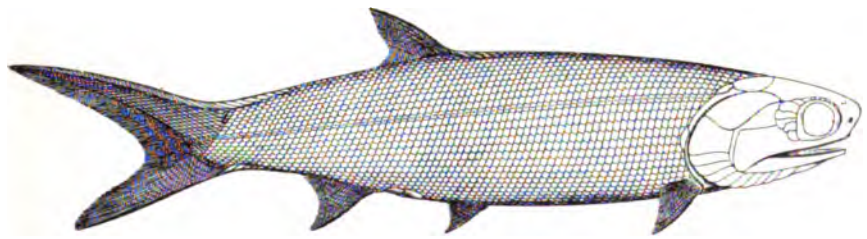


Fig. 88. Palaeoniscus Freieslebeni Ag. Oberes Perm. Deutschland. 1/2 nat. Größe. (Nach Traquair.)

größere Eckschuppen ausgezeichnet sind. Palaeoniscus und Amblypterus sind mit zahlreichen anderen Gattungen die weit verbreiteten Vertreter im Perm Europas.

Nebenordnung †**Platysomi** Traquair.

Komprimierte im Umriß rhombische Formen mit vertikal verlängerten Falzschuppen, epicerkem Schwanz, langer Dorsalis und Analis mit kleinen Schulterflossen, kleinen oder rückgebildeten Beckenflossen. Kiemendeckel und Schädelbau wie bei Palaeonisciden. Zähne stumpf griffelförmig oder kuglig.

Diese im Karbon und Perm verbreiteten Deszendenten der Palaeonisciden sind wohl Tiefwasserbewohner gewesen. Sie umfassen zahlreiche Gattungen, die noch eine Sonderung in einzelne Formenkreise erlauben würden.

3. Hauptordnung **Lepidostei** Huxl.

Spindelförmige, selten komprimierte Ganoiden mit kräftigen rhombischen, in schrägen Vertikalreihen verfalzten Schmelzschuppen, mit kurzer, aus dem oberen Schwanzsegel größtenteils zurückgezogener

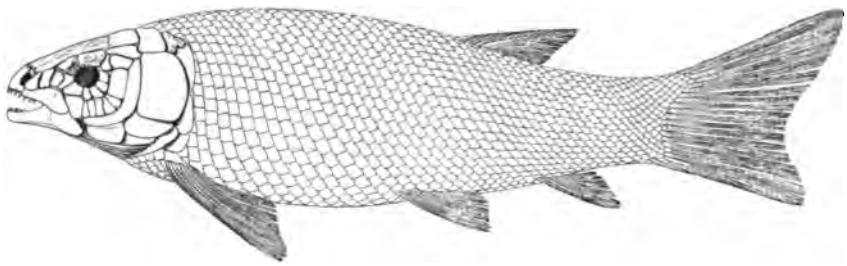


Fig. 89. Lepidotus elvensis Blainville. Oberer Lias. Holzmaden. Württ. $^1/_6$ nat. Größe.

Schwanzachse. Flossen actinopterygial, oft mit Fulcren besetzt. Bauchflossen klein, normal gestellt, eine Dorsal- und Analflosse. Gebiß mit griffelförmigen (stylodonten) oder stumpfen (sphärodonten) Zähnen.

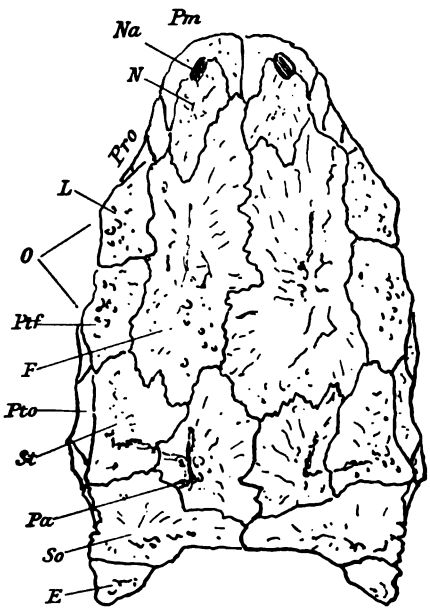


Fig. 90. Schädeldach von Lepidotus elvensis Blainv. Oberer Lias. Holzmaden, Württ.

Opercularapparat groß und normal ausgebildet. Das Auge von Circumorbitalplatten umgeben.

Lepidotus ist der stattlichste, verbreitetste und bestbekannte Vertreter eines großen Formenkreises mesozoischer und einiger jüngerer

Ganoiden, die durch ihre glänzenden schmelzbedeckten großen rhombischen Schuppen, die äußerlich fast homocerke Form ihrer Schwanzflosse gekennzeichnet sind. Ihr Gebiß ist verschiedenen Lebensweisen angepaßt, meist mit stumpfen, mit Tecodentin bedeckten Kauzähnen versehen.

Fig. 91. Lepidosteus osseus. Lebend in den Flüssen von Nordamerika. $^1/_4$. (Nach Jordan u. Evermann.)

Zu den Lepidostei stellte ich außer den Catopteridae, Semionotidae, Lepidotidae (Fig. 89) auch die Pholidophoridae und die lebenden Lepidosteidae (Fig. 91). Bei den Pholidophoriden zeigen sich Übergänge einerseits zu den aberranten Aspidorhynchi, anderseits zu den Trissopiden, die schon dem Kreise der Teleostier angehören.

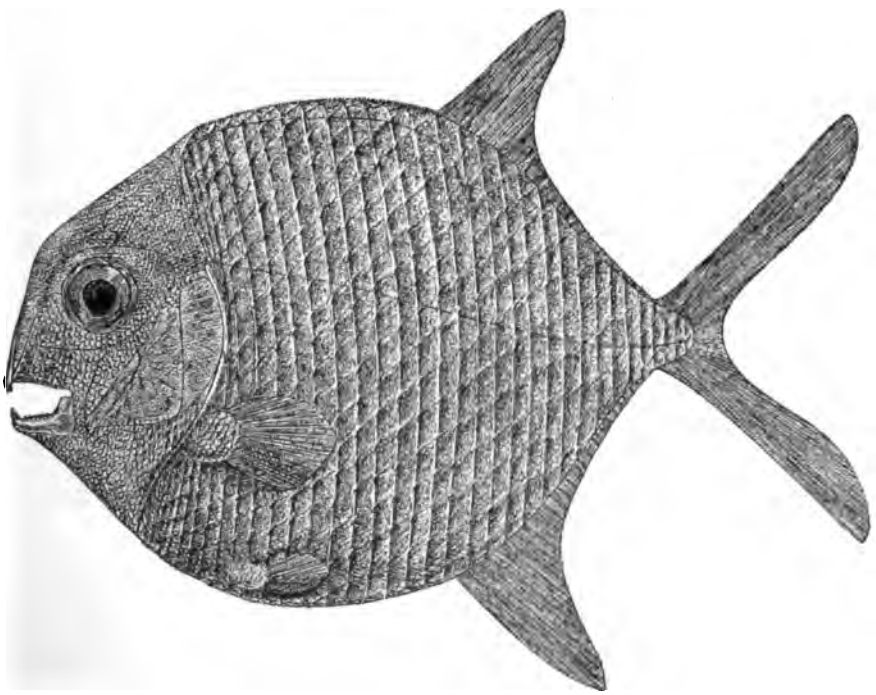


Fig. 92. Gyrodus hexagonus Blainv. sp. Oberer Jura Solnhofen. $^2/_3$ nat. Größe. Ein Vertreter der Pycnodonten. (Nach P. Hennig.)

Nebenordnung †Pycnodonti.

Komprimierte, im Umriß ovale Eckschupper mit dünnen, aber noch skulpturierten Schuppen, die in Vertikalreihen fest verfalzt sind. Brustflossen mit kurzer beschuppter Achse. Beckenflossen klein oder ganz rückgebildet. Die Dorsal- und Analflosse lang, die Schwanzflosse isocerk mit kurzer epicerker Schwanzachse. Gebiß aus schlanken Vorderzähnen und dicken Kauzähnen gebildet, die sich auf Vomer, Palatina und Dentale verteilen. Maxille unbezahnt. Die Parietalia durch das Occipitale superius getrennt. Sub- und Interoperculum fehlen. Augenring zweiteilig. Wirbelsäule aus ca. 30 Wirbeln gebildet. Obere Bögen in der Symmetrieebene flächig verbreitet. Flossenträger doppelt so zahlreich als die oberen Bögen. Intestinalregion durch eine verknöcherte Scheidewand hinten abgeschlossen (wesentlich nach P. Hennig). Fam. Gyrodontidae (Fig. 92) Trias bis Kreide, Fam. Pycnodontidae Devon bis Tertiär.

Nebenordnung †Belonostomi.

Langgestreckte Fische mit langem, zugespitztem Rostrum, mit vertikal verlängerten Seitenschuppen und mehreren Reihen rhombischer Rücken- und Bauchschuppen. Brust- und Bauchflossen klein, actinopterygial. Analflosse und eine Rückenflosse. Schwanzflosse isocerk gespalten. Operculum groß. Unterkiefer mit einem abgegliederten bezahnten Praedentale. Praemaxille mit großen, Maxille mit kleinen spitzen Zähnen. Parietalia verwachsen. Ringwirbel von der Chorda durchzogen. Dieser Kreis deckt sich mit den Rhynchodontidae Zittels, und den Aspidorhynchidae Smith-Woodwards. Der Name der verbreitetsten Form Belonostomus scheint mir die beste Benennung für den ganzen Formenkreis zu geben, der in Jura und Kreide bekannt ist.

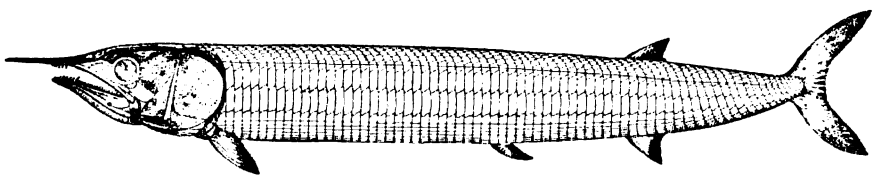


Fig. 93. Aspidorhynchus acutirostris L. Ag. Oberer Jura. Solnhofen, Bayern. 1/5 nat. Größe. (Restauriert von P. Aßmann.)

Nebenordnung Amii.

Kleine oder mäßig große normal geformte Raubfische mit weitem Maul mit normal gestellten Flossen, die meist vorn von schwachen Fulcren bedeckt sind, mit mäßig dicken schmelzbedeckten cycloidischen Deckschuppen. Schädel ganz in kräftige schmelzbedeckte Knochen ge-

hüllt, Operculararapparat wohl ausgebildet. Wirbel schwach verknöchert, z. T. hemispondyl, von der Chorda durchzogen. Eine große Kehl- (Jugular-) Platte ist vorhanden.

Fig. 94. Megalurus elegantissimus Wagn. Ob. Jura. Solnhofen. $^2/_3$.

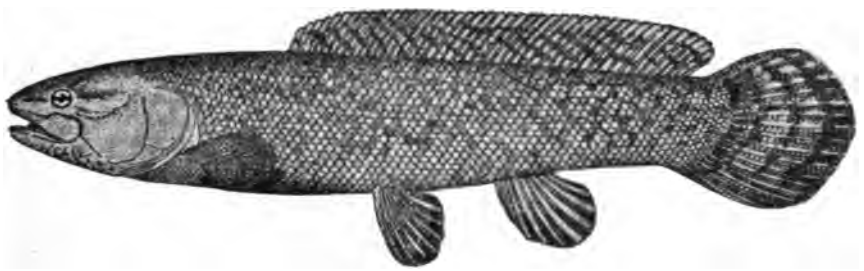


Fig. 95. Amia calva lebend in Flüssen Nordamerikas. $^1/_4$.

4. Hauptordnung †Eugnathi.

Spindelförmige Raubfische mit großem Maul, kleinen und verdünnten, bisweilen gerundeten Schuppen, deren Schmelzbelag z. T. verschwindet. Schwanz isocerk, meist gespalten. Zähne spitz kegelförmig. Wirbel

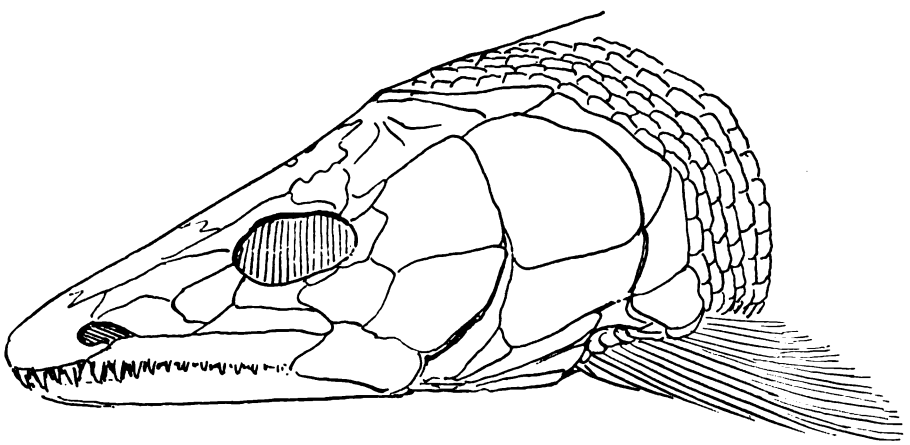


Fig. 96. Eugnathus orthosthomus Ag. Unter Lias. Südengland.

meist noch unverknöchert, bisweilen aus Hohlringen oder aus Halbwirbeln zusammengesetzt. Fulcra vor den Flossen meist wohl entwickelt. Dieser Formenkreis, der etwa der Familie der Saurodontidae Zittels entspricht, geht wahrscheinlich wie die Lepidosteiden direkt von den Palaeonisciden

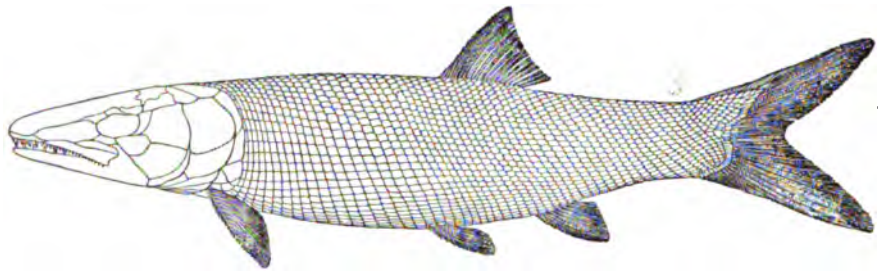


Fig. 97. Engnathus orthostomus Agassiz (Restauration von A. Smith Woodward). Unt. Lias. Südengland.

aus, und könnte schon einen Teil triadischer Catopteriden und Semionitiden umfassen. Besser bekannt sind erst die Formen des Jura, die Eugnathidae, Caturidae, die z. T. sehr großen Pachycormidae, während die Oligopleuridae schon zu den Teleostiern gestellt sind.

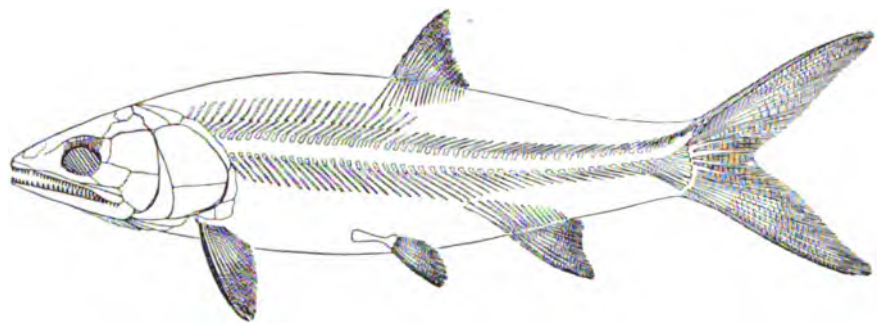


Fig. 98. Caturus furcatus Ag. Ob. Jura, Solnhofen. $^1/_6$ Restauration von A. Smith Woodward unter Weglassung des Schuppenpanzers.

Nebenordnung †Belonorhynchi.

Schlanke marine Tiefwasser-Fische mit scharf zugespitzem Kopf, langem Mundspalt, spitzen Zähnen mit Tecodentin-Kappe, einer Dorsalis, einer Analis, einer scheinbar isocerken Schwanzflosse. Paarflossen actinal gebaut. Wirbel unverknöchert. Schuppenpanzer zu einigen isolierten Längsreihen reduziert. Die auf die triassischen Gattungen Belonorhynchus und Saurichthys basierte Ordnung ist noch nicht aufgeklärt. Ihre Vertreter stehen ganz abseits von den übrigen Holostea und scheinen eine selbständige Entwicklung in der Richtung der Teleostier-Organisation eingeschlagen zu haben. Smith Woodward brachte sie mit den Stören

in Konnex wohl wegen ihrer sonderbaren Schuppenreihen. Ihr ganzer Schädelbau und ihre Bezahnung schließen allein schon diese Möglichkeit aus. Wir werden sie vorläufig am besten als Nebenordnung der Holostei und vielleicht am ehesten als aberrante Verwandte der Pachycormiden auffassen.

III. Stufe. Unterklasse **Teleostea.**

Die Teleostier oder Knochenfische sind gegenüber den Holostea oder Ganoiden durch allgemeine Kräftigung und durchgehende holospondyle Verknöcherung der Wirbelkörper ausgezeichnet. In der stärkeren Ausbildung des Innenskelettes kommt ihre große Schwimmenergie und damit ihre aktivere Anpassung an das Wasserleben zum morphologischen Ausdruck. Mit der Zunahme ihrer Beweglichkeit tritt eine Reduktion des Panzers ein. Die dicken schmelzbedeckten Ganoidschuppen werden zu dünnen elastischen Blattschuppen, die nicht in der Struktur wohl aber in der Form einen Rückschlag zu den Rundschuppen der ältesten Teleostomen darstellen. Das Ende der Wirbelsäule zieht sich aus dem Schwanze zurück, in dem Maße wie dieser zur Endflosse gekräftigt wurde. Ihre Flossen sind durchaus aktinal gebaut, eine Struktur, die schon bei den höheren Holostei vorgebildet wurde. Der anfangs stegale Schädelbau wird in der Wangenregion gelockert und unterbrochen. Der Oberkieferrand gibt seine primäre Struktur auf, indem bei vielen Formen die Maxille aus dem bezahnten Oberkieferrand ausgeschaltet wird, und die Praemaxillen ihre Funktion übernehmen.

Die Supraoccipitalia drängen die Parietalia bei den spezialisierteren Formen auseinander. Auch die Beckenflossen geben oft ihre primäre Normalstellung auf. Der Name der Unterklasse bedeutet, daß ihre Verknöcherung vollkommen sei, ist aber insofern unzutreffend, als die Teleostier die echte Knochenbildung wieder aufgaben und sich dafür eine viel einfachere, histologisch weniger spezialisierte Art der Knochen- und Schuppenbildung zu eigen machten.

Definition: Innenskelett verknöchert, Wirbelkörper bei einigen hemispondyl, sonst normal diplocoel, Schwanzbildung in der Jugend epicerk dann homocerk. Haut mit dünnen elastischen, in der Regel cycloidischen, selten verwachsenen oder rückgebildeten Schuppen bedeckt. Paarflossen durchaus actinopterygial, Bauchflossen häufig nach vorn verschoben, bisweilen rückgebildet. Kiemen meist durch einen umfangreichen Operkularapparat bedeckt. Bulbus arteriosus mit zwei Klappenreihen. Sehnerven gekreuzt. Darm ohne Spiralklappe.

Einige dieser Kennzeichen sind nur an den lebenden Formen nachweisbar und werden sich erst allmählich in deren Phylogenie entwickelt haben. Ihre geologische Verbreitung reicht von der Trias bis zur Gegenwart. Seit der Kreide sind sie in allen Gewässern verbreitet.

Die neueste systematische Bearbeitung der fossilen Teleostier verdanken wir A. Smith Woodward, der in seinem Katalog der fossilen Fische des britischen Museums das überaus schwer zu beurteilende Material zum ersten Mal nach neueren zoologischen Gesichtspunkten durchgearbeitet hat. Systeme der lebenden Fische sind mehrfach aufgestellt und vielfach modifiziert worden. Ich habe mich im folgenden größtenteils an das von Boulenger gehalten, dem im britischen Museum jedenfalls das größte Material von Fischen der Jetztzeit vorlag, und der sich auch bemühte, das System der fossilen Fische von A. Smith Woodward mit dem der lebenden in Einklang zu bringen. Indem ich mich wesentlich auf die genannten Autoren stützte, habe ich den fossilen und lebenden Formen in gleicher Weise Rechnung zu tragen gesucht, und nur in wenig Punkten, so namentlich in der Abgrenzung der Teleostier von den Ganoiden und der allgemeinen Gliederung des Systems eigene Anschauungen zum Ausdruck gebracht.

Wenn sich auch ferner die Malacopterygii und Acanthopterygii nicht im vollen Wert ihres Namens aufrecht erhalten lassen, so bilden sie doch gute und mit Recht eingebürgerte Gruppen, die ich nicht fallen lassen wollte. Ihre primitiven Vertreter scheinen die Ausgangspunkte für eine Anzahl kleinerer Gruppen zu bilden, die ich diesen Ordnungen als Nebenordnungen angereiht habe. Es scheint, daß zwischen diesen beiden Hauptkreisen eine dritte Abteilung sich relativ früh selbständig machte und dann auch ihrerseits zum Ausgangspunkt neuer Nebenordnungen wurde. Es ergeben sich daraus unter den bisher zu den Teleostiern gestellten Formen drei Hauptabteilungen, die aber eine gemeinsame Definition kaum gestatten, weil die genannten Nebenordnungen sich größtenteils so weit von dem Typus ihrer Stammgruppe entfernen, daß sie mit diesen wohl phylogenetisch aber nicht definitorisch in Zusammenhang gebracht werden können. (System siehe Seite 69.)

1. Hauptordnung **Malacopteri** s. str. Boulenger.

Typische, wenig spezialisierte Teleostier, deren Flossen normal gestellt sind und besonderer vorderer Stacheln entbehren, deren Wirbel verknöchern, deren Schwanz scheinbar ganz homocerk ist, deren Luftblase mit dem Schlundrohr in Verbindung bleibt. Schultergürtel mit Mesocoracoid, am Schädel angehängt. Opercularapparat wohl ausgebildet.

Hierhin gehören nach G. A. Boulenger 21 Familien, von denen ich aber die Pholidophoriden mit ihren typischen dicken Ganoidschuppen sowie die Caturiden und Eugnathiden bei den Ganoiden beließ, während

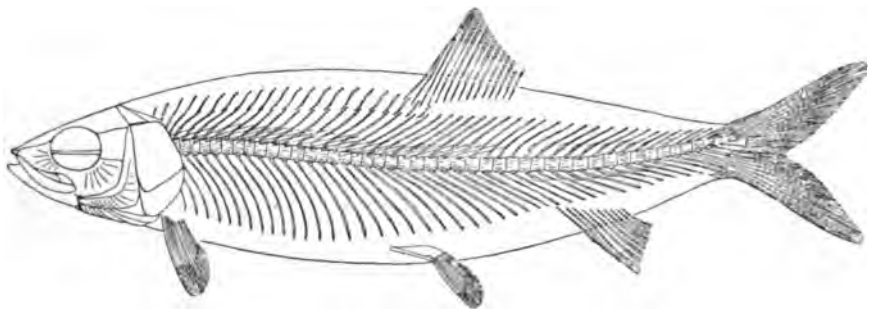


Fig. 99. Leptolepis dubius Blainv. Oberer Jura. Solnhofen. $^2/_3$ nat. Größe. Restauration ohne Schuppen. (Nach A. Smith-Woodward.)

die rundschuppigen Oligopleuriden und Archaeomeniden trotz ihrer Fulcren vor den Rückenflossen in die vorliegende Ordnung gestellt

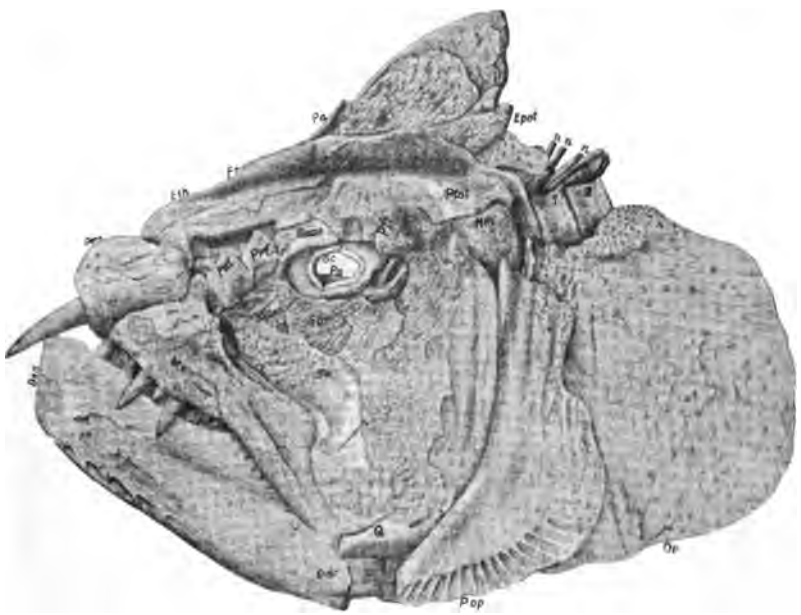


Fig. 100. Xiphactinus audax Leidy. Schädel. Obere Kreide. Kansas. $^1/_6$ nat. Größe. (Nach Alb. Steward.)

wurden. Es bleiben darin außerdem die Familien der jurassischen und cretaceischen Leptolepidae, die Elopidae, Albulidae, Mormyridae, Hyodontidae, Notopteridae, Osteoglossidae, Pantodontidae, Ctenothrissidae,

Phractolaemidae, die cretaceischen Saurodontidae, die seit der unteren Kreide bekannten, z. T. riesengroßen Chirocentridae (Fig. 101), dann die ebenfalls seit der Kreide bekannten und seitdem immer häufigeren Heringe, die Clupeidae, dann die Lachse, die Salmonidae, die Alepocephalidae, Stomiatidae, Gonorhynchidae und die Cromeriidae.

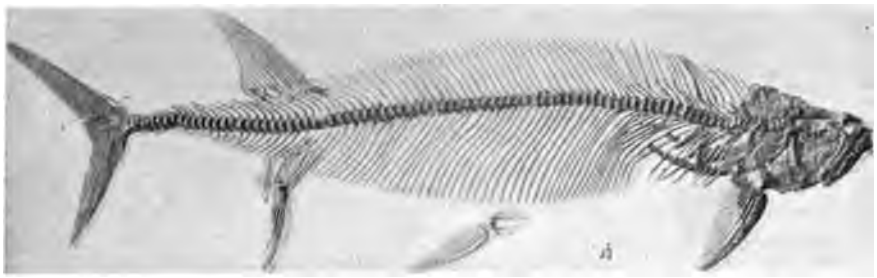


Fig. 101. Portheus molossus Cope. Obere Kreide. Kansas. $^1/_{20}$. (Nach Osborn.)

1α Nebenordnung **Ostariophysi** s. str. Boulenger.

Wie vorige, aber die vordersten 4 Wirbel durch besondere kleine Knochen (Webersche Knöchel) verbunden, bisweilen ein einheitlich verwachsener vorderster Strahl an Brust- und Rückenflosse. Dieser anscheinend eng umgrenzte Formenkreis entstammt offenbar den Malacopterygia. Er umfaßt die Familien der Characinidae, der Gymnotidae, mit dem elektrischen Aal Gymnotus electricus, die Cyprinidae, die Siluridae oder Welse, die ein altes Geschlecht bilden (Fig. 102), ferner die Loricariidae und Aspredinidae.

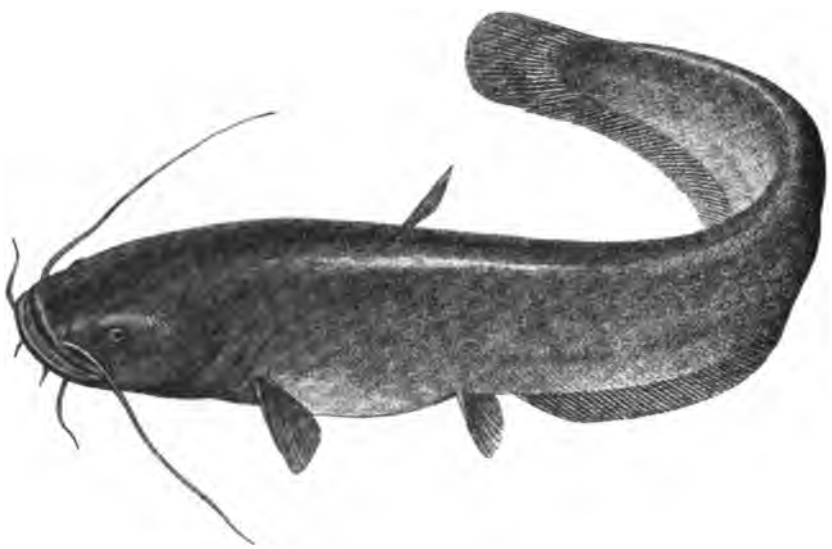


Fig. 102. Silurus glanis L., der Wels unserer Süßwasser.

1 β Nebenordnung **Apodes.**

Schuppenlose Aale, ohne Bauchflossen, ohne Praemaxillen, öfters auch ohne Maxillen. Opercularapparat rückgebildet, Verbindung des Schultergürtels mit dem Schädel gelöst. Sonst den Malacopterygiern

Fig. 103. Muraena macrura Bleeker. Indischer Ozean. (Nach Day.)

ähnlich. Einige Tiefseeformen sehr aberrant wie Fig. 104. Kreide bis jetzt. Boulenger zählt folgende Familien auf: Anguillidae, Nemichthyidae, Synaptobranchidae, Saccopharyngidae, Muraenidae.

Fig. 104. Saccopharynx ampullaceus Harwood, eine lebende Tiefseeform des Atlantik. (Nach Günther.)

1 γ Nebenordnung **Symbranchii.**

Aalartige Fische ohne Paarflossen, ohne Schwimmblase mit einfacher rückwärts geschobener Kiemenöffnung, sonst wie die Malacopte-

Fig. 105. Symbranchus bengalensis Mc Clell. Indischer Ozean.

rygii, von denen sie vermutlich auch abstammen. Ihre Vertreter sind seit dem Eocän bekannt. Fam. Symbranchidae, Amphipnoidae.

2. Hauptordnung **Haplomi** Boulenger.

Ähnlich den Malacopterygiern, aber ohne Mesocoracoid. Flossen bisweilen mit einigen starren Strahlen. Die Haplomi sind nach Boulenger einerseits mit den Malacopterygiern verwandt, von denen sie abstammen dürften, anderseits mit den Acanthopterygiern. Sie umfassen

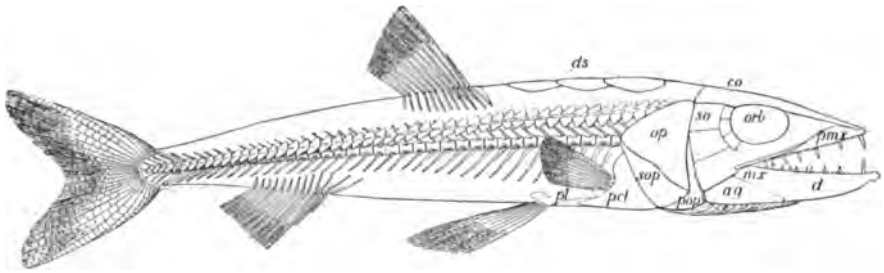


Fig. 106. Eurypholis bossieri Pictet. Obere Kreide. Hakel, Syrien. $^2/_3$. (Nach A. Smith-Woodward.)

nach Boulenger die Familien der Galaxiidae, Haplochitonidae, die in der Kreide häufigen †Enchodontidae, die ihnen verwandten Esocidae (Hechte), die Dalliidae, Scopelidae, Alepidosauridae, Cetomimidae, †Chirothricidae, Kneridae, Cyprinodontidae, Amblyopsidae, Stephanoberycidae, Percopsidae.

Fig. 107. Neoscopelus macrolepidotus Johns. Indischer Ozean. (Nach A. Brauer.)

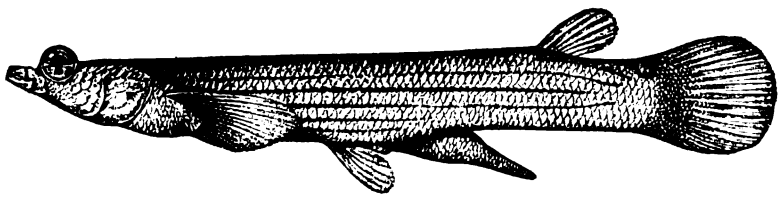


Fig. 108. Anableps tetrophthalmus mit zerlegter Pupille, um mit dem oberen Teil über Wasser, mit dem anderen unter Wasser zu sehen. (Nach Boulenger.)

2α Nebenordnung **Heteromi** Boulenger.

Schwimmblase ohne Schlundgang, Parietalia normal verbunden. Opercularia wohl entwickelt. Schultergürtel am Schädel angehängt,

ohne Mesocoracoid. Bauchflossen meist normal gestellt, bisweilen rückgebildet. Hierhin die cretaceische Familie Dercetidae, bei denen Sm.-Woodward noch eine Gliederung der Schwanzflosse nachwies, die Halosauridae und Notacanthidae, die in der Tiefsee leben, ferner die zwischen diesen beiden Familien stehenden Lipogenyidae und der eigentümliche Fierasfer, der parasitisch in Holothurien lebt (Fig. 109).

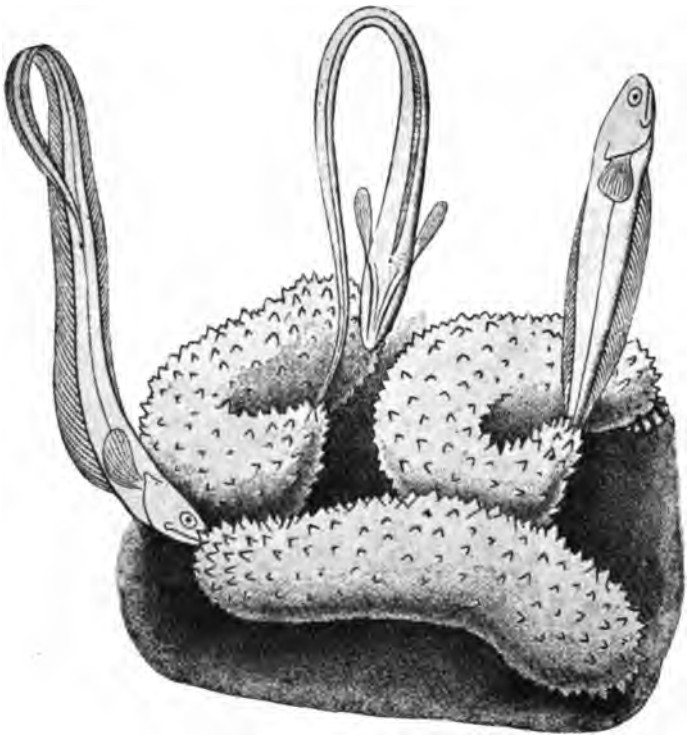


Fig. 109. Individuen von Fierasfer acus in Exemplaren von Holothurien lebend. Golf von Neapel. (Nach Emery.)

2β Nebenordnung **Catosteomi** Boulenger.

Schwimmblase ohne offenen Schlundgang oder ganz rückgebildet. Parietalia getrennt und bisweilen rückgebildet. Schultergürtel am Schädel angehängt, kein Mesocoracoid, Coracoid sehr groß. Maxillaria zumeist vom Mundrand ausgeschlossen. Bauchflossen bauchständig oder rückgebildet. In dieser Nebenordnung sind die älteren Gruppen der Lophobranchii und Hemibranchii von A. Smith-Woodward vereinigt. Boulenger gab ihr den Namen Catosteomi. Fam. Lampridiidae, die gesondert stehen, dann die weit verbreiteten Stichlinge oder Gastrosteidae, die Aulorhynchidae, die ausgestorbenen Protosyngnathidae, die Aulostomatidae, die Fistulariidae (Fig. 110), Centriscidae, Amphisilidae, und die

früher wegen ihrer „Büschelkiemen“ als Lophobranchii bezeichneten Solenostomidae, Syngnathidae und Pegasidae.

Fig. 110. Fistularia serrata Cuv. Indischer Ozean. (Nach Day.)

2γ Nebenordnung **Percesoces** Boulenger.

Schwimmblase ohne Schlundgang oder ganz rückgebildet. Parietalia getrennt. Schulterbogen am Schädel ohne Mesocoracoid. Bauch-

Fig. 111. Mugil oeur Forsk. Indischer Ozean. (Nach Day.)

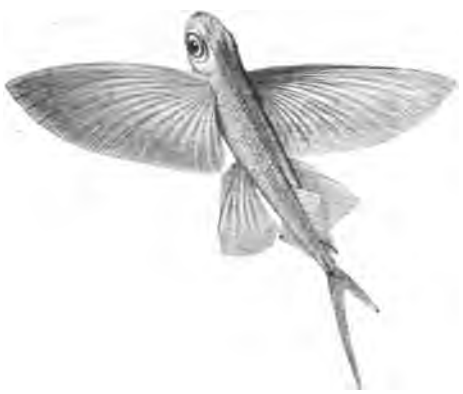


Fig. 112. Exocetus, in Flugstellung. Tropische Meere. (Nach Ahlborn.)

flossen bauchständig, Becken nicht fest mit dem Schultergürtel verbunden. Diese Formen nehmen eine Zwischenstellung zwischen den

Haplomi und den Acanthopterygiern ein. Fam. Scombresocidae (Fig. 112), Ammodytidae, Atheriniidae, Mugilidae, Polynemidae, Chiasmodontidae, Sphyraenidae, Tetragonuridae, Stromateidae, Icosteidae, Ophiocephalidae, Anabantidae.

2δ Nebenordnung **Anacanthini** Joh. Müller.

Schwimmblase ohne Schlundgang. Parietalia getrennt. Schultergürtel am Schädel angehängt, ohne inneres Skelet. Bauchflossen weit nach vorn gerückt. Flossen ohne Stacheln, das Schwanzende dorsal und ventral lang umsäumend (Macruriden) oder in zwei dorsale und eine ventrale Hilfsflosse spezialisiert (Gadidae). Fam. Macruridae, Gadidae, Muraenolepidae.

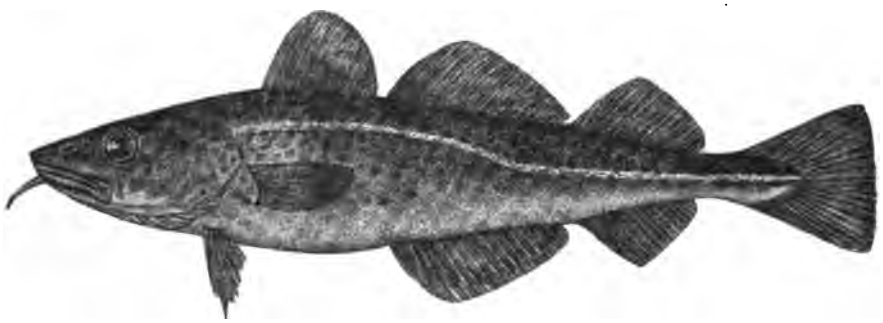


Fig. 113. Gadus morrhua, der Dorsch. Lebend Nordsee. (Nach Benecke.)

3. Hauptordnung **Acanthopterygii** Cuv.

Schwimmblase in der Regel abgeschlossen. Kiemendeckel wohl ausgebildet. Schultergürtel am Schädel angehängt. Ventralflossen weit vorn. Die Maxillen von dem bezahnten Mundrand ausgeschlossen. Die stachelartige angegliederte Ausbildung der vorderen Strahlen der Rücken- und Afterflosse ist wohl für die überwiegende Mehrzahl, aber nicht für alle Vertreter dieser äußerst formenreichen Abteilung charakteristisch.

Die große Formenmenge wird in eine Anzahl von Unterordnungen zerlegt: 1. die barschartigen Perciformes, die in der Kreide erscheinen und im Eocän schon sehr formenreich sind. Fig. 114 gibt einen der ältesten Typen wieder. Von den 36 Familien, die diese Unterordnung umfaßt, seien erwähnt die Beryciden, Serraniden, Sciaeniden, Perciden, Spariden, Chaetodontiden, Acanthuriden, Labriden und Scariden.

Eine zweite Unterordnung bilden die Scombriformes. Von den Verwandten der Makrelen, die sich von diesen Typen nach sehr verschiedenen Richtungen entfernt haben, seien erwähnt die Carangiden, mit ihren vorstreckbaren Praemaxillen, die Scombriden, Trichiuriden, Xiphiiden (Schwertfische) und Coryphaeniden.

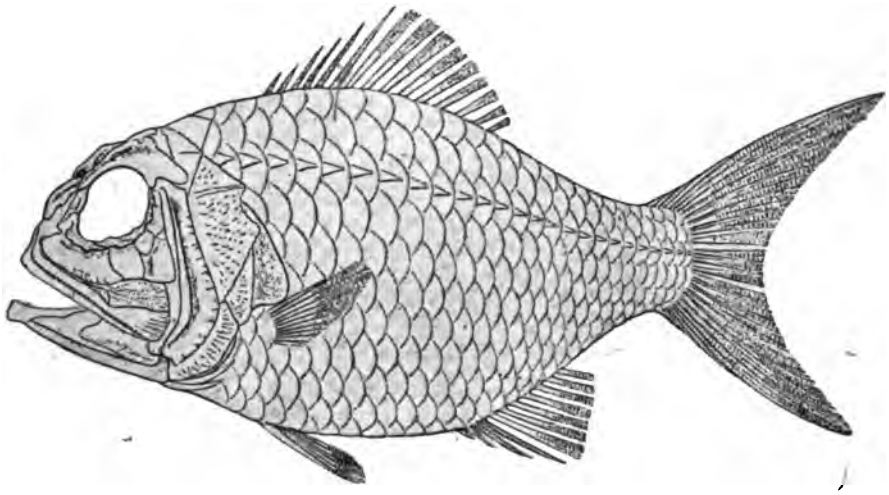


Fig. 114. Hoplopteryx lewesiensis. Obere Kreide. Süd-England.
(Nach A. Smith-Woodward.)

Die dritte Unterordnung der Zeaeformes schließt sich mit ihrem stark komprimierten rhombischen Körper an den bekannten Zeus faber an, zu dessen Vorfahren die in Fig. 115 abgebildete Form aus dem Eocän

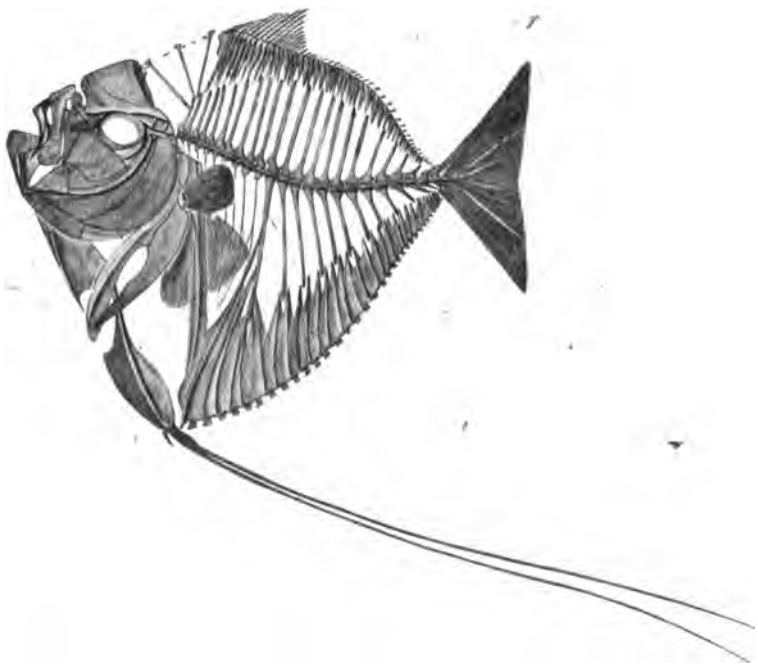


Fig. 115. Mene rhombeus Volta sp. Alt-Tertiär (Eocän). Mt. Bolca. $^1/_2$ nat. Größe.
(Nach Cramer.)

des berühmten Fischfundortes Mt. Bolca gehört. Eine Aberranz führt bei extremen Formen zu einer Asymmetrie. Dahin gehören die tertiären Amphisiliden und die weit verbreiteten Plattfische oder Schollen, die als Pleuronectiden bezeichnet werden.

Weitere Unterordnungen repräsentieren die lebenden Kurtiden, Gobiiden, Echeneiden, die letzteren unter der Bezeichnung Discocephali. Eine größere Gruppe bilden die Scleroparei, Cuviers alte Acanthopterygii mit Panzeraugen, allerdings mit Ausschluß der Stichlinge. Die zahlreichen Familien sind durch Übergänge miteinander verbunden; von bekannteren seien erwähnt die Scorpaeniden, die Cottiden mit dem bekannten Cottus gobio, die Cyclopteriden mit Cyclopterus lumpus, die Trigliden, die mit ihren langen abgegliederten vorderen Brustflossenstrahlen auf das Ufer krabbeln, und die Dactylopteriden, von denen Fig. 116 den typischen Flugfisch darstellt.

Fig. 116. Dactylopterus volitans, ein Flugfisch tropischer Meere.

15 Familien umfaßt dann die Unterordnung der Jugulares mit ihren kehlständigen Bauchflossen und ihrer geschlossenen Blase, denen eine Knochenstütze für das Praeoperculum fehlt. Hierhin gehören die Trachiniden, die glotzäugigen Uranoscopiden, die formenreichen Blenniiden (Fig. 117), die Zoarciden und Ophidiiden.

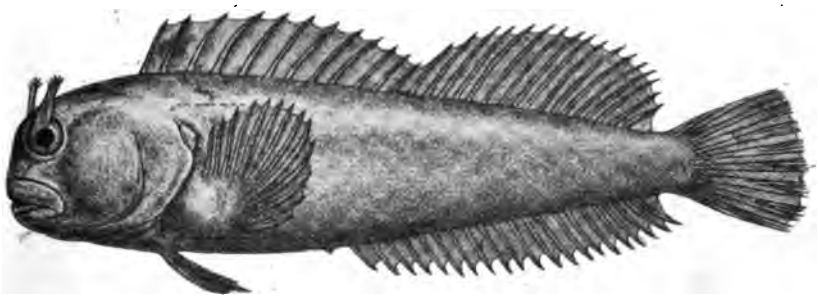


Fig. 117. Blennius sordidus Behn. (Nach Günther.)

Eine letzte Unterordnung der Acanthopterygii bilden noch die Taeniosomi, die zu langer Bandform gestreckt und komprimiert sind, die Trachypteriden und die Lophotiden.

3α Nebenordnung **Opisthomi** Cope.

Schwimmblase geschlossen, Kiemendeckel unter der Haut, Parietalia getrennt, Schultergürtel weit vom Schädel entfernt an der Wirbelsäule angehängt. Bauchflossen fehlen.

Die einzige hierher gehörige Familie der Mastacembeliden stammt vermutlich von den Blenniiden ab.

3β Nebenordnung **Pediculati** aut.

Die durch ihre armartige Ausbildung der Brustflossen auffällige, in sich geschlossene Gruppe ist ausgezeichnet durch geschlossene Blase, verdecktes Operculum, getrennte Parietalia, mangelnde Rippen, mangelndes Mesocoracoid und die Verwachsung der Kiemenspalten zu einer an

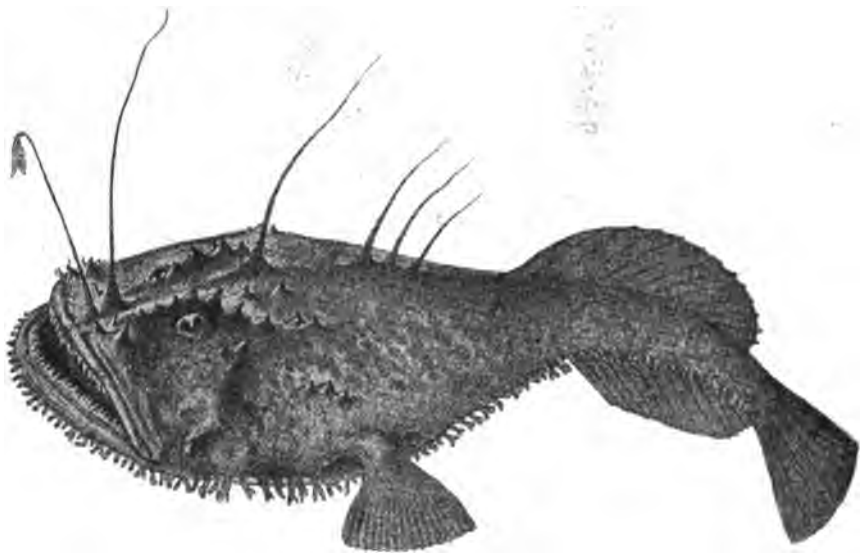


Fig. 118. Lophius piscatorius L. Küsten Europas. (Nach Benecke.)

der Brustflossenbasis gelegenen kleinen Öffnung. Die Haut entbehrt der Schuppen, ist aber mit Dornen und Stacheln bewehrt. Hierhin gehört der bekannte Lophius (Fig. 118) und die Familien der Ceratiidae, Antennariidae, Gigantactinidae und Malthidae.

3γ Nebenordnung **Plectognathi** Cuvier.

Absonderlich spezialisierte Nachkommen der Acanthopterygier, deren Schwimmblase abgeschlossen ist, deren Parietalia durch die

Supraoccipitalia getrennt sind. Maxillaria und Praemaxillaria sind meist verwachsen. Schultergürtel am Schädel befestigt, ohne Mesocoracoid. Ventralflossen brustständig, reduziert. Hautpanzer zu festen Platten und Stacheln spezialisiert.

Fig. 119. Ostracion cornutus L. Atlantic. (Nach Günther.)

Unterordnung Sclerodermi

mit senkrechter Supraclavicula, und einfach stachelförmigen oberen Wirbelbögen. Hierhin gehören die Triacanthiden, Triodontiden, Balistiden und die Ostracioniden, von denen die letzteren schon im älteren Tertiär typische Vertreter aufweisen. Kiemendeckel (Opercularia) reduziert. Wirbelsäule verkürzt. Rippen fehlen.

Unterordnung Gymnodontes

mit schräger, fast horizontaler Supraclavicula, die vorderen Wirbel mit besonders gestalteten zweispaltigen oberen Bögen. Sie umfassen die Familien der Tetrodontiden, die schon im Alttertiär gefundenen Diodontidae mit ihrem eigentümlich spezialisierten Gebiß und die sonderbare Gattung Mola, den sogenannten schwimmenden Kopf, der riesige Dimensionen erreicht.

C. Tetrapoda.

Hauptstamm der Oberstufe der Wirbeltiere.

Der Name Tetrapoden ist zwar mehrfach zusammenfassend für die vierfüßigen Wirbeltiere gebraucht, aber bisher nicht zu einer systematischen Einheit gegenüber den Fischen und Tunicaten erhoben worden. Die Berechtigung einer solchen Einheit ergibt sich aus den S. 11 und 14 erörterten Beziehungen der Fische zu den höheren Klassen der Wirbeltiere. So lange man die Fische als Stammformen derselben und die Amphibien als ihren Übergang zu den typischen Landbewohnern ansah, lag zu einer Zusammenfassung der Landbewohner kein unmittelbarer Anlaß vor. Nachdem wir aber die Tunicaten und Fische als Seitenstämme älterer Stufen der Wirbeltierentwicklung auffaßten, müssen wir notgedrungen die Tetrapoden auch systematisch von ihnen ablösen. Daß sie nun stammesgeschichtlich eine Einheit bilden, kann wohl kaum bezweifelt werden. Dazu sind ihre morphologischen Beziehungen untereinander viel zu innige, als daß wir an ihrer gemeinsamen Abkunft zweifeln könnten. In allen ihren Organisationsverhältnissen ergaben sich gemeinsame Grundzüge, und es gibt wohl kaum eine Anlage in ihrem Körper, in dem einzelne Typen engere Beziehungen zu den Fischtypen als zu den anderen Klassen vierfüßiger Landtiere aufwiesen. Aus der unerschöpflichen Menge enger Beziehungen ihrer genannten Organisation lassen sich etwa folgende Punkte als Definition hervorheben:

Tetrapoden sind Lungenatmer, normal mit gesondertem Kopf, Hals und Rumpf, mit axialen, in der Regel fünfzehigen Gliedmaßen, mit durchgehenden Nasengängen (Choanen), paarigen Augen und echten Ohren, knöchernem Innenskelett, festem Hinterhauptsgelenk, mit der Epiphyse in der Parietalregion. Schultergürtel verknöchert, mehrteilig, Becken primär an der Wirbelsäule (Sacrum) befestigt. Wirbelsäule deutlich in Wirbel gegliedert; jeder derselben in obere Bögen und Wirbelkörper geteilt. Rippen einfach, meist zweiköpfig. Der

Blutkreislauf steht auf einer wesentlich höheren Stufe als bei den niederen Formen. Ein Herz ist immer ausgebildet. Auch das Gehirn ist scharf von dem Rückenmark gesondert. Das Branchialskelett bleibt dem Kopf untergeordnet.

Die Gruppierung der Klassen.

Nachdem im Anfang des 19. Jahrhunderts die Amphibien als besondere Klasse allmählich von den Reptilien getrennt waren, denen sie Linné, Cuvier u. a. noch als Ordnung eingefügt hatten, ist an den vier Klassen von Tetrapoden: Amphibia, Reptilia, Aves, Mammalia, kaum gerüttelt worden, trotzdem allmählich eine große Anzahl fossiler Tetrapoden bekannt wurden, die sich in jenes System nicht recht einfügen wollten. Namentlich lernte man im Karbon, Perm und in der Trias Formen kennen, die Merkmale von Amphibien und Reptilien vereinigten. Während Burmeister 1850 diese Erkenntnis klar hervorhob, behandelten die andern die zweifelhaften Formen nur von dem Gesichtspunkt, ob man sie besser den Amphibien oder Reptilien unterordne. Schließlich einigte man sich darin, fast alle jene Formen den Amphibien zuzuzählen, weil man bei einigen Jugendformen ihrer Vertreter Kiemenbögen beobachtet hatte.

Innerhalb der Amphibia stellte R. Owen 1861 für jene alten Typen zwei Ordnungen auf, die er als Ganocephali und Labyrinthodonti bezeichnete. Die ersteren umfaßten sehr verschiedene paläozoische Gattungen, die letzteren jene großen Formen der Trias, die durch ihre Faltenzähne gekennzeichnet waren. Cope faßte diese und einige kleine karbonische Formen, die inzwischen von Dawson als Microsauria beschrieben worden waren, als „Stegocephali“ zusammen. Der Name war richtig gewählt, denn alle diese Formen waren in auffälligster Weise durch ein geschlossenes Schädeldach charakterisiert, das keinerlei Andeutungen von Durchbrüchen in der hinteren Schädelregion erkennen ließ. Von Cope und allen folgenden Autoren sind dann diese Stegocephali als Unterabteilung der Amphibien aufgefaßt und mit den Urodelen und Anuren als Ordnung auf eine Stufe gestellt worden.

Die speziellere Einteilung der Stegocephala durch Cope suchte dann namentlich Zittel[1]) zu bessern, der bei ihnen drei Unterordnungen, der Lepospondyli (Hülsenwirbler), der Temnospondyli (Schnittwirbler) und der Stereospondyli (Vollwirbler) unterschied. Leider trug auch diese Einteilung nur gewissen Differenzen, nicht aber den gegenseitigen Beziehungen dieser Formen Rechnung, und alle wurden als echte Amphibien betrachtet. Daß Hermann Credner gelegentlich der Beschreibung

[1]) C. v. Zittel, Handbuch der Paläontologie. III S. 369.

der permischen Tetrapoden des Plauenschen Grundes jene Stegocephalen und einige primitive Reptiltypen als Eotetrapoda zusammenfaßte, hat eine Änderung des ganzen Systems nicht herbeigeführt, da in seinen Eotetrapoda noch heterogenere Typen zusammengefaßt waren als in Copes Stegocephalen.

Georg Baur[1]), der 1896 eine kleine phylogenetische Studie über die Stegocephalen schrieb, sagt „The Stegocephali are vertebrates, with gills in the young stages and lungs in the adult, und are therefore placed among the Batrachia." Dieses Merkmal allein kann aber heute nicht mehr als entscheidend für diese Zugehörigkeit gelten. Wir kennen jetzt sogar verschiedene Batrachier, deren Entwicklung ohne das Larvenstadium der Kaulquappe und infolgedessen auch ohne Kiemenbildung vor sich geht. Mit mehr Recht legen wir wohl jetzt allgemein das Hauptgewicht auf den Bau des Schädels. Charakteristisch für die Amphibien scheinen daran namentlich eine relativ geringe Zahl von Knochen, der doppelte Condylus occipitalis, ein großes Parasphenoid, ein großer Schädeldurchbruch in der postorbitalen Region und der Mangel deutlich ausgeprägter Epiotikalecken. Außerdem sind dünne Wirbel und kurze einköpfige Rippen für die Amphibien typisch.

Für die Reptilien dagegen kann als typisch gelten im Schädel der Besitz mindestens eines Paares von Durchbrüchen in der Schläfenregion, ein einfacher, in jedem Falle basioccipitaler Condylus, ein schwaches Hervortreten der paroccipitalen Schädelecke, eine schwache Ausbildung des Parasphenoids, eine reiche Entfaltung von Knochen im Schädelbau eine breite Ausbildung der Pterygoiden, ein pterygopalatinaler Gaumen und eine kräftige Ausbildung aller Knochen im ganzen Skelettbau. Viele sonstige Differenzen scheinen in ihrem phyletischen Entwicklungsgange schwankend und deshalb in systematischer Hinsicht weniger wesentlich zu sein.

Daß nach diesen wohl allgemein anerkannten Gesichtspunkten eine glatte Einreihung auch nur eines einzigen der ältesten Tetrapoden in die Amphibien oder Reptilien nicht möglich war, sondern ihre Zuteilung zu einer dieser Klassen nur durch einseitige Betonung einzelner Merkmale möglich wurde, bedarf keiner näheren Begründung.

Seit einer langen Reihe von Jahren hatte ich mich bemüht, vor allem den anatomischen Bau jener älteren Formen klarer zu stellen, um für ihre stammesgeschichtliche Beurteilung eine solidere Grundlage zu gewinnen. In zwei Schriften (Zool. Anz. 1909 und 1910) suchte ich die hieraus gewonnenen Gesichtspunkte, die mir für die systematische

[1]) G. Baur, The Stegocephali, a phylogenetic study. Anatom. Anz. XI. Nr. 22. (1896) 658.

Beurteilung der ältesten Tetrapoden leitend schienen, zur Diskussion zu stellen. Bereichert wurde diese Darlegung durch die interessanten Funde karbonischer Tetrapoden, von denen uns soeben B. Williston kurze Berichte gegeben hat[1]).

Den Bemühungen, die ältesten Tetrapoden entweder den Amphibien oder den Reptilien einzureihen, steht vor allem der Umstand entgegen, daß sie ein geschlossenes stegales (Jkl.) Schädeldach besitzen[2]). Auch die ältesten, bestimmt ausgeprägten Reptilien lassen uns nicht im Zweifel darüber, daß sie von „Stegocephalen", d. h. wie ich mich vorsichtiger ausdrücken will, von Vorfahren mit stegalem Schädeldach abstammen.

Ein Blick auf die im folgenden gegebenen Schädelbilder überzeugt wohl zunächst davon, daß man die stegalen Formen schon wegen ihres Schädelbaues weder den Amphibien noch den Reptilien zurechnen kann. Nun war der nächstliegende Ausweg aus diesem Dilemma, alle jene älteren Formen mit stegalem Schädelbau als eine besondere Klasse der Tetrapoden, eben als Stegocephalia zusammenfassen. Zieht man aber die Differenzen ihres Schädelbaues und andere Organisationsverhält-

---

[1]) S. W. Williston, „The oldest known Reptile „Isodectes punctulatus" Cope. Journ. of Geology Vol. XVI. Nr. 5. 1908. Chicago. — Derselbe, Lysorophus a permian uredole. (Biol. Bull. Vol. XV. Nr. 5. Oct. 1908. p. 229.)

[2]) Gaupp hat in seiner Schrift Beiträge zur Morphologie des Schädels III, Zur vergleichenden Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Morphol. Arbeiten, herausgegeb. v. Gust. Schwalbe, IV (1), S. 121, den Gegensatz zwischen dem geschlossenen Schädeldach eines Stegocephalen und dem mit Jochbögen konstruierten Schädeltypus der höheren Tetrapoden scharf hervorgehoben und ersteren als stegokrotaph, letzteren als zygokrotaph bezeichnet. Das sind unangenehme Wortbildungen, die namentlich in den terminologischen Kombinationen, wie „Monozygokrotaph" fast unaussprechlich werden. Das allein schreckt wohl schon ab diese Bezeichnungen zu übernehmen, indes bestimmt mich dazu auch ein sachlicher Grund. G. Baur sowohl wie E. Gaupp verwenden den Begriff des geschlossenen Schädeldaches (stegokrotaph Gaupp) ebenso für Stegocephalen wie für Schildkröten vom Typus der Chelone. Das sind aber total verschiedene Schädelbildungen. Gegenüber dem doch primär geschlossenen Stegocephalen-Schädel ist der der Cheloniden äußerst spezialisiert und im besonderen die Überdachung der Schläfenregion in dem vorher zygokrotaphischen Schädel lediglich durch eine kaudane Ausbreitung der Parietalia zustande gekommen. Bei diesbezüglicher Verwendnng würde der Bezeichnung stegokrotaph nur noch eine habituelle, aber keinerlei morphologische Bedeutung mehr zukommen.

Ich habe demgegenüber den Schädeltypus der Stegocephalen, bei dem die Schläfenregion vollständig durch ihre spezifischen Deckknochen überdacht ist, als „stegal", alle andern, in denen das Dach unterbrochen und zwischen diesen „Durchbrüchen" oder Gruben und Lücken, durch Joche oder Brücken gestützt ist, als „zygal" bezeichnet. Daraus ergeben sich dann die einfachen Bezeichnungen monozygal und dizygal für die beiden Hauptformen des Reptilienschädels. Wenn man für die Überdachungsart der Schläfenregion der Cheloniden eine besondere Bezeichnung für nötig hält, so könnte man dafür wohl das Wort „tegal" bilden.

nisse in Betracht, so können wir unmöglich alle jene Formen unter einen Hut bringen.

Daß die Stegocephalie als primär anzusehen ist, dafür spricht die unverkennbare Tatsache, daß auch alle Typen von Fischschädeln von stegalen Schädeldächern ausgehen (vgl. die Schädelbilder der ältesten Fische). Ein gewisser Parallelismus in der Gliederung des Schädeldaches bei Fischen und Tetrapoden läßt sich dabei nicht übersehen. Auch bei den Fischen finden sich sehr verschiedene Gliederungsarten des stegalen Schädeldaches. Man denke dabei z. B. an das Schädeldach der Plakodermen, der Störe, der Ganoiden und der Dipnoer. Bei diesen glaube ich jetzt den Nachweis erbringen zu können, daß der primitive Ausgangspunkt aller dieser Schädelformen ein einheitliches Dach war, das erst unter dem Zug und der Spannung der überdachten Kopfteile in Regionen und bestimmte Knochenplatten zerlegt wurde. Die prinzipielle Übereinstimmung in der Anlage der überdachten Kopfteile hat dann über den wichtigen und konstanteren Teilen bestimmte Elemente zur Selbständigkeit gebracht, während sich in andern stärkere Abweichungen des inneren Baues auch in der Bildung des Schädeldaches geltend machten.

Die Frage ist nun, ob nicht auch hier bei den „Stegocephalen" analoge Verhältnisse vorliegen. Ich betone, daß es sich dabei nur um Analogien handeln kann, denn einen Fischschädeltypus, aus dem wir die Stegocephalen-Schädel direkt ableiten könnten, gibt es trotz G. Baurs entgegengesetzter Annahme[1]) meines Erachtens nicht. Gewisse Ähnlichkeiten, wie sie namentlich die Crossopterygier unter den älteren Ganoiden zeigen, sind doch noch lange keine Übereinstimmungen und erklären sich eben aus einer ähnlichen Einwirkung der inneren Kopfteile auf das Schädeldach und durch die prinzipielle Einheitlichkeit der Organisation des Wirbeltierkörpers. Schon der Umstand, daß das Scheitelloch bei allen Fischen in der Region der Frontalia liegt, beweist allein schon einen durchgreifenden Gegensatz in der Schädelbildung der Fische und der Tetrapoden.

Ist aber das Schädeldach der ältesten Tetrapoden erst sekundär durch die darunter gelegenen Schädelelemente, sowie durch die Homoplasie gleichwertiger metamerer Skelettbildungen wie der oberen Bögen und der Schädeldachknochen (Nasalia, Frontalia, Parietalia, Supraoccipitalia) gegliedert worden, dann ist es begreiflich, daß wir zunächst große Differenzen in der Sonderung des stegalen Schädeldaches finden. In diesen würden z. T. die Differenzen zum Ausdruck kommen, die lange

[1]) G. Baur, The stegocephali a phylogenetic study. Anat. Anz. XII. 22. 1896.

vor der Differenzierung des Schädeldaches in den inneren Organen vorhanden waren. Lange getrennt entwickelte Reihen als Vorfahren der bis jetzt ältesten Tetrapoden müssen wir sowieso annehmen, da die Mannigfaltigkeit der ältesten Formen aus dem Karbon auch in andern Organisationsverhältnissen sonst keine Erklärung finden könnte.

Schon die Rücksicht auf die Mannigfaltigkeit der ältesten Schädel legt es nahe, die Stegocephalie als ein Durchgangsstadium der Schädelbildung aller Formenreihen älterer Wirbeltiere anzusehen und den Schwerpunkt ihrer systematischen Verwertung in der spezifischen Gliederung der stegalen Schädelformen zu suchen.

Geben wir damit die Vorstellung auf, daß die Stegocephala innerhalb der Tetrapoden ein geschlossener Formenkreis seien, so gewinnen außer den Differenzen der stegalen Schädelformen vor allem die tiefgreifenden Unterschiede in der Wirbelbildung der paläozoischen Tetrapoden erhöhte Bedeutung. Schon frühere Autoren und namentlich Zittel[1]) haben diesen Differenzen großen Wert in systematischer Hinsicht beigemessen, dieselben aber doch nicht zur Sonderung höherer Einheiten für ausreichend erachtet. Allerdings waren damals auch die ziemlich komplizierten Verhältnisse des Wirbelbaues der ältesten Tetrapoden noch nicht genügend aufgeklärt.

Wir können offenbar auch innerhalb der Tetrapoden Stufen der historischen und organisatorischen Entwicklung erkennen. Auf der höchsten Stufe stehen unverkennbar die Säugetiere. Wir werden sie an das Ende der Entwicklung stellen müssen und die zu ihrer Organisation führende Richtung als die Hauptrichtung der Tetrapoden-Entwicklung ansehen dürfen. Ihnen stehen offenbar als unmittelbare Vorfahren voran die hier als Paratherien bezeichneten Formen, die den ältesten Reptilien so nahe stehen, daß man sie bisher sogar mit diesen vereinigte. Die Reptilien schieben sich nur mit ihren ältesten Vertretern zwischen die Paratheria und deren Vorfahren ein, die wir hier als Miosaurier bezeichnet haben, wie ja überhaupt die Entwicklung zu neuen höheren Formen in der Regel nicht die ganze Stufe der nächst niederen durchläuft, sondern von Typen derselben ausgeht, die noch im Werden begriffen sind, die ihre Organisation noch nicht auf ein bestimmtes Verhältnis aller Teile festgelegt haben. Die Miosaurier bilden also die erste Etappe dieser Hauptrichtung, die wir damit festgelegt haben. Eine Seitenrichtung von den Reptilien aus schlugen als Klasse die Vögel

---

[1]) K. v. Zittel: Handbuch der Paläontologie, Bd. III, S. 347.

ein; darüber ist niemand mehr im Zweifel. Das gleiche scheint mir aber auch von den Amphibien zu gelten und wahrscheinlich auch von den Hemispondyla. Den Ausgangspunkt der beiden letzteren kennen wir noch nicht. Der der Amphibien dürfte vielleicht bei Microsauriern liegen. Der der Hemispondylen dürfte vor der uns bekannten Entwicklungsgeschichte der Tetrapoden zu suchen sein, d. h. wir müßten unbekannte ältere Tetrapoden als ihre Vorfahren voraussetzen. Das ergibt das folgende Bild:

Tetrapoda.

Hauptklassen		Nebenklassen	
I. Stufe	?Vorklasse	Iα Stufe	Hemispondyla
II. Stufe	Miosauria	?IIα Stufe	Amphibia
		IIβ1 Stufe	Reptilia
		IIβ2 Stufe	Aves
III. Stufe	Paratheria		
IV. Stufe	Mammalia		

Innerhalb des Unterstammes der Tetrapoda kennen wir wie gesagt die ältesten Vertreter noch nicht, aber schon die bis jetzt als älteste bekannten Formen nötigen zu einer Erweiterung des bisherigen Systems der Landwirbeltiere.

I. Nebenklasse **Hemispondyla** Jaekel 1909.

Als eine Klasse für sich erweisen sich zunächst die Formen, deren Wirbel nicht in toto, sondern in Teilstücken verknöcherten, oder in unverknöchertem Zustande persistierten. Alle diese faßte ich als Hemispondyla nov. cl. zusammen. Ihre typischen Vertreter sind die Formen mit temnospondylem und embolomerem Wirbelbau, vor allem der bekannte Archegosaurus. An dieser Form ließen sich sämtliche Wirbelossifikationen von vorn nach hinten verfolgen und zeigen[1]), daß die Teilstücke der Wirbel in den verschiedenen Körperregionen sehr verschieden ausgebildet sind und Typen der Wirbelbildung umfassen, die man früher auf Grund einzelner Beobachtungen verschiedenen Formenkreisen als Typen zuschrieb. Die Figuren 120, A—F erläutern diese an demselben Individuum beobachteten Differenzen. Typisch für diese Wirbelbildung ist die Zusammensetzung aus zwei Abschnitten, einem vorderen, einheitlichen, dessen Ossifikationszentrum

[1]) Jaekel, Über die Organisation von Archegosaurus Zeitschrift d. deutsch. geol. Gesellsch. 1896. Heft 3. S. 511.

basal gelegen ist, dem „Hypozentrum“ Gaudrys, und einem hinteren Abschnitt, in dem jederseits zwei dorsal gelegene Ossifikationszentren („Pleurozentra“) typisch sind, aber im hinteren Teil des Körpers jederseits in ein oberes und ein unteres Stück zerfallen (Fig. 120, D). Im hinteren Teil des Schwanzes unterbleibt die Ossifikation dieser hinteren Stücke bereits in einer Region, wo die vorderen Hypozentra noch zwei schwache basale Ossifikationen aufweisen (Fig. 120, F). Weiter hinten kommen auch diese nicht mehr zur Ausbildung, sodaß hier die Chorda ohne Ossifikation blieb.

Während bei Formen wie Acanthostoma und den Branchiosauren die Chorda fast in ganzer Länge auf diesem Stadium persistierte, verstärkte sich bei andern die Verknöcherung der Hypozentra, so daß die

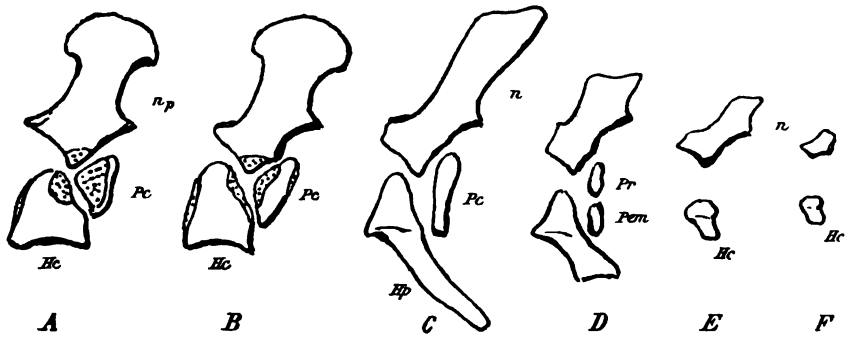


Fig. 120. Die hemispondylen Wirbelformen von Archegosaurus decheni Goldf. aus dem unteren Perm von Lebach bei Saarbrücken. Rekonstruiert. Die beiden ersten sind Rumpf-, die folgenden Schwanzwirbel. *Hc*, Hypozentrum; *Pc*, Pleurozentren; *np*, *n*, Neurapophysen; *Hp*, Hämapophysen. (Nach Jaekel.)

Pleurozentren wenigstens innerhalb der Rumpfregion an den Oberrand der Chordascheide verdrängt werden und hier als kleine keilförmige Stücke verkümmerten. Es sind das Formen, die man bisher als Stereospondyli oder Vollwirbler bezeichnete, und deren Hypozentrum man irrtümlich für den normalen Wirbelkörper hielt, während es nur deren vorderen Abschnitt vorstellt. Die hemispondyle Wirbelbildung steht, wie ich an anderer Stelle[1]) erläuterte, mit der embryonalen Wirbelbildung von Sphenodon in inniger atavistischer Beziehung, bietet aber doch in ihrer ganzen phylogenetischen Selbständigkeit und ihrer später ausgeprägten eigenartigen Weiterentwicklung (der sogenannten Stereospondyli) keinen Konnex mit der normalen Wirbelausbildung der übrigen Tetrapoden. Schon ihre Wirbelbildung bedingt also die Selbständigkeit

[1]) Über die Bildung der ersten Halswirbel und die Wirbelbildung im allgemeinen. Juli. Protokoll d. deutsch. geol. Ges. Bd. 56. 1904. S. 109.

dieser Klasse, die in der Trias mit den Riesenformen der sogenannten Labyrinthodonten ihren Kulminationspunkt und zugleich auch ihr Ende erreichte.

Definition: Süßwasserbewohnende, vermutlich rückgebildete, Salamander oder krokodilförmige Tetrapoden mit kurzem Hals, zwei schwach gebauten Schreitbeinen, deren vorderes (wohl primär) 4, deren hinteres 5 Zehen aufweist, mit komprimiertem, mäßig langem Ruderschwanz. Wirbelkörper aus Hypozentrum und 2 Pleurozentren gebildet, die aber vielfach knorpelig persistierten. Schädel in der Regel stegal, bei kräftiger

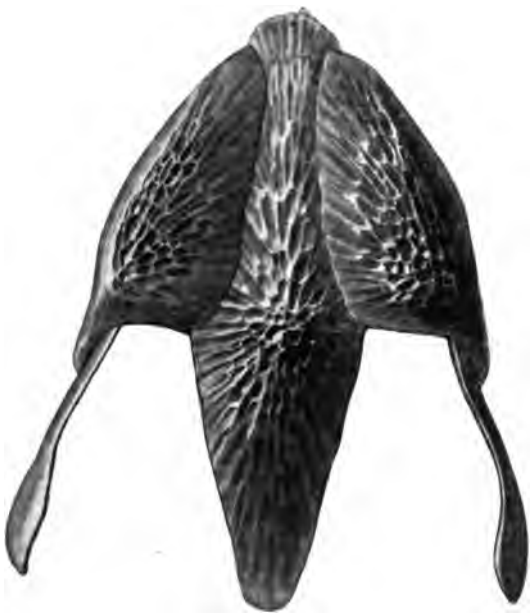


Fig. 121. Schultergürtel von Archegosaurus decheni Goldf. In der Mitte die Interclavicula, vorn beiderseits die Claviculae, dahinter seitlich die löffelförmigen Cleithra, den Außenrand der dreieckigen Scapularia bedeckend. Unteres Perm von Lebach bei Saarbrücken. Größe etwa $^1/_2$.

Verknöcherung mit Tremalkanälen, in der Schläfenregion mit allen bei Tetrapoden vorkommenden Deckknochen, nur ausnahmsweise mit einem Durchbruch in der oberen Schläfenregion. Zähne kegelförmig, an der Basis gefaltet, auf den Vomera, Palatina und Transversa eine innere Zahnreihe bildend. Gaumen craniopalatin, mit schmalem Parasphenoid, großen Gaumendurchbrüchen, vorn gelegenen Choanen und Intermaxillargruben. Condyli occipitales seitlich gestellt, frei vorragend, häufig unverknöchert. Rippen einköpfig, Bauchrippen schuppig, große Schuppen bisweilen über die ganze Haut verteilt. Claviculae und Interclavicula sehr große skulpturierte Platten bildend; Cleithra löffelförmig; Scapulare

breit, Coracoid in der Regel knorpelig. Becken meist mit knorpeligen Ossa pubis und schlankem Ilium an einer Sacralrippe aufgehängt. Lebensdauer vom Karbon bis zur oberen Trias.

In der Gruppierung der Formenkreise wird man die Branchiosauriden zwar hinsichtlich ihrer Organisationshöhe auf die niederste Stufe stellen müssen, man wird sie aber schon wegen ihrer Dekadenz nicht an den Ausgangspunkt der übrigen stellen können. Ihre landbewohnenden Vorfahren müssen schon in der Fuß- und Wirbelbildung eine wesentlich straffere Organisation besessen haben. Mir scheint, daß wir den relativ kleinen Formenkreis am richtigsten in folgender Weise gliedern können:

1. Stufe mit breiten flachen Schädeln, großen Augenhöhlen, kurzer Nasalregion, ausgebreiteter Interclavicula, mäßig langem Schwanz, Körper ganz mit großen, dünnen, radial skulpturierten Schuppen bedeckt.

Iα Nebenordnung **Branchiosauri.**

Salamanderähnliche, meist kleine Süßwasserbewohner mit breitem, flachem, stegalem Schädeldach mit sehr großen Orbitae, relativ großem Parasphenoid, breiter, gerundeter Interclavicula, mit schwacher Wirbelverknöcherung, schwach entwickelten Füßen, komprimiertem Ruderschwanz, schuppiger Haut. Zehenformel 2.2.3.3 bezw. 2.2.3.4.3.

Hierhin rechne ich:

Familie Branchiosauridae, klein mit halbkreisförmigem, glattem Schädeldach, unverknöcherten Wirbelstücken, Karbon Nordamerika und Perm Europa (Apateon — Protriton — Branchiosaurus, Pelosaurus).

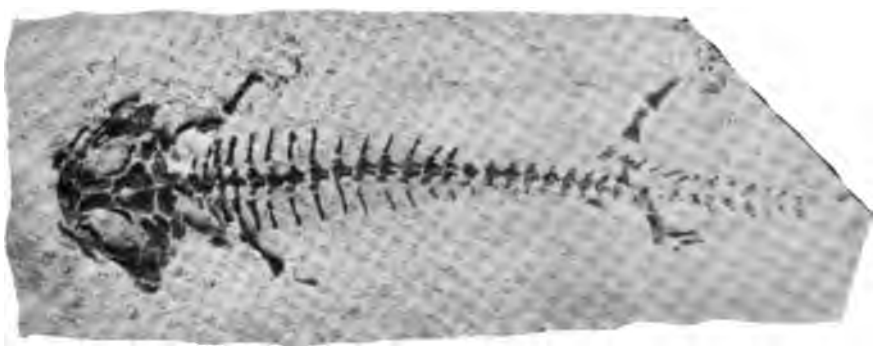


Fig. 122. Apateon pedestris H. v. Meyer. Ein Branchiosauride aus dem unteren Perm von Odershausen in der Pfalz. $^2/_3$. Rückenseite.

Iβ Nebenordnung **Plagiosterni.**

In der oberen Trias Württembergs entdeckte Eb. Fraas kürzlich einen neuen Typus mit sehr breitem halbkreisförmigen Schädel, der in

seinem Bau den Sclerocephalen ziemlich fremdartig gegenübersteht und sich wohl am besten als spezialisierter Nachkomme primitiver Vertreter der ersten Stufe auffassen läßt.

Große Vierfüßler mit sehr breitem Kopf, vorn gelegenen Nasen und Augen, mit breiter Basis des Parasphenoids und geschlossener innerer Zahnreihe auf Vomer, Palatina und Transversa. Condyli verknöchert. Claviculae und Interclaviculae sehr verbreitert. Keuper Stuttgarts.

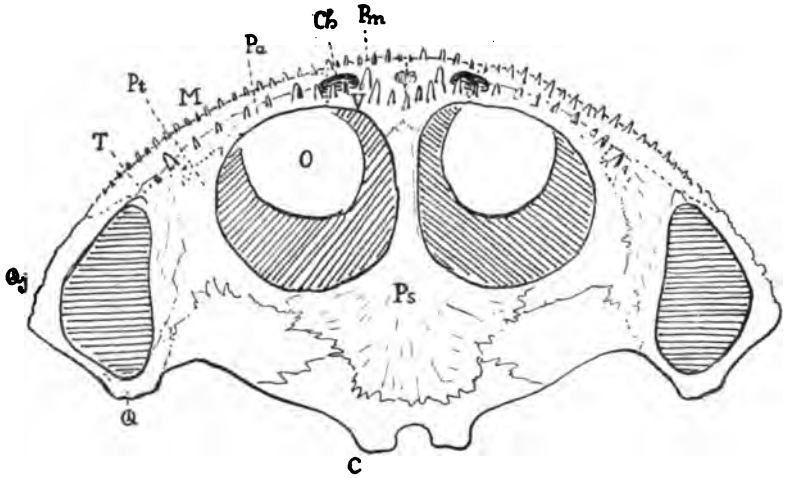


Fig. 123. Gaumenfläche des Schädels von Plagiosternum. Mittlerer Keuper Württembergs. Nach dem Original im Stuttgarter Naturalien-Kabinett mit freundlicher Erlaubnis von Prof. Eb. Fraas in $^1/_3$ nat. Größe gezeichnet. *Pm* Praemaxillen, *Ch* Choanen, *V* Vomer, *Pa* Palatina, *M* Maxillare, *Pt* Pterygoidea, *T* Transversa, *O* Orbita, *Qj* Quadratojugale, *Q* Quadratum mit Kiefergelenk, *Ps* Parasphenoid, *C* Condyli.

2. Stufe. Stattliche Formen mit großem, kräftig radial skulpturiertem, vorn verjüngtem Schädel, mit mäßig großen Augenhöhlen, relativ kleinem Parasphenoid und rhombischer Interclavicula. Wirbelkörper aus einem vorderen basalen Hypozentrum und zwei dorsalen hinteren Pleurozentren mindestens in der Hals- und Rumpfregion kräftig verknöchert.

II. Hauptordnung **Sclerocephali.**

Krokodilförmige, meist ziemlich große Süßwasserbewohner mit kräftig skulpturiertem, stegalem, vorn verjüngtem Schädeldach mit mäßig großen oder kleinen Orbita, schmalem Parasphenoid, rhombischer Interclavicula, skulpturierten Claviculae, schmalen Cleithra mit blattförmigen Gastralien (sogenannten Bauchrippen) mit stark gefalteten „labyrinthodonten" Zähnen, mit verknöcherten Wirbelteilen, kräftigem Ruderschwanz, mäßig kräftigen Schreitbeinen mit kurzem breitem Humerus, ziemlich

schlankem Femur mit freien spitz endenden Zehen und soweit bekannt der Phalangenformel vorn 2.3.4.?, hinten 2.3.4.5.4.

Familie Sclerocephalidae mit vorn verjüngtem Schädeldach, längeren Zahnreihen auf den inneren Kieferknochen, mit offenem Ohrausschnitt, halbringförmigen Hypozentren und wohlentwickelten Pleurozentren mit

Fig. 124. Schädeldach eines Hemispondylen (vgl. Chelydosaurus vranii Fritsch) aus dem obersten Karbon (Gaskohle) von Nürschan, Böhmen. $^1/_2$ nat. Größe.

unverknöcherten Coracoiden und Ossa pubis. Anthracosaurus im Karbon, im Perm: Sclerocephalus Goldf., Chelydosaurus, Archegosaurus. Hierher die Familie der Micropholidae in Südafrika, die Cochleosauridae, die Eryopidae in Texas, wie obige, aber groß, mit dickem Schädel, je einem Zahn auf den inneren Kieferknochen, mit stark ossifizierten Schulter- und Beckenknochen, normal verknöcherten Wirbelteilen. Eryops

im Perm von Texas. Hierher ferner die Riesenformen der Trias, die wegen ihrer komplizierten Zähne als Lybyrinthodonten zusammengefaßt

Fig. 125. Archegosaurus decheni Goldf. Unt. Perm von Lebach b. Saarbrücken. Rekonstruktion $^1/_5$ nat. Größe. (Nach Jaekel.)

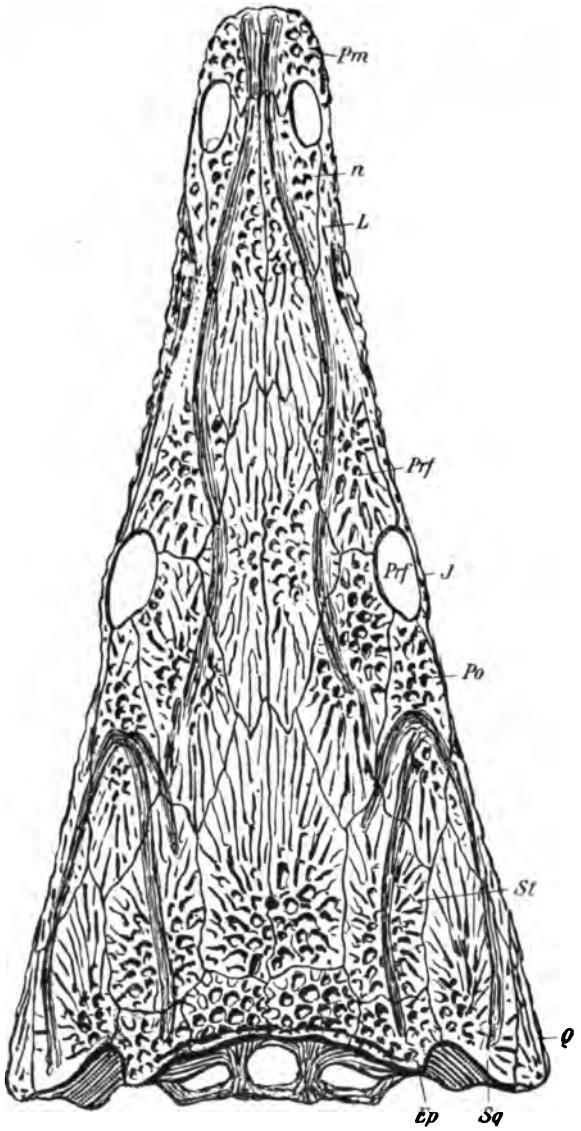


Fig. 126. Trematosaurus brauni Burmeister aus dem oberen Buntsandstein (unterer Trias) von Bernburg. $^1/_2$ nat. Größe. Die Lacrymalia sind noch mit *Prf*, die Postnasalia mit *L* bezeichnet. *Pm* Praemaxillen, *N* Nasalia, *J* Jugalia, *Po* Postorbitalia, *St* Supratemporalia, *Q* Quadratojugalia, *Sq* Squamosa, *Ep* Epiotica. (Nach Jaekel.)

wurden, und zwar die Metopiadae mit dem riesigen Metopias diagnosticus des württembergischen Keupers, die Capitosauridae mit flachem Schädel,

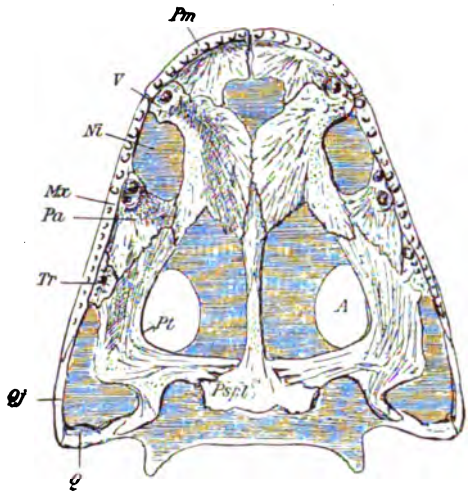


Fig. 127. Gaumenfläche von Acanthostoma vorax Cred. Größe $^2/_3$ (nach Jaekel). *Pm*, Prämaxillen; *V*, Vomer; *Ni*, Choanen; *Mx*, Maxillaria; *Pa*, Palatina; *Tr*, Transversa; *Pt*, Pterygoidea; *Qj*, Quadratojugalia; *Q*, Quadrata und Kiefergelenk; *Psph*, Parasphenoid.

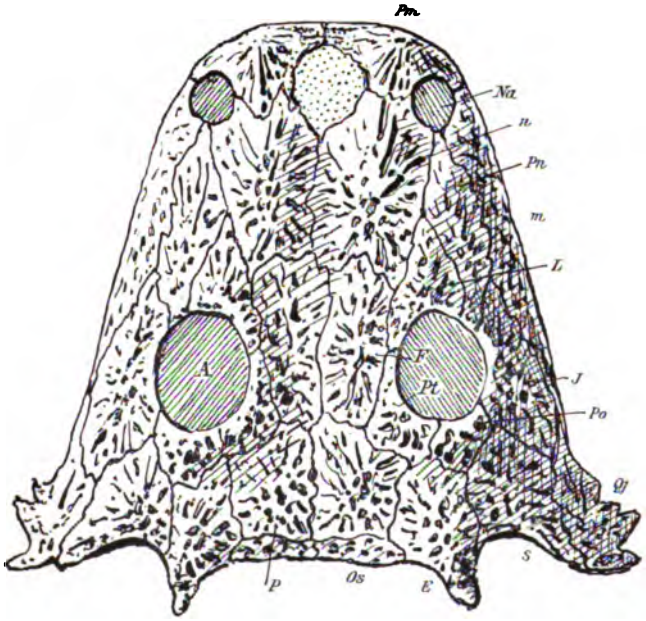


Fig. 128. Schädeldach von Acanthostoma vorax Cred. Nat. Größe. Unteres Perm von Nieder-Häßlich b. Dresden. Orig. Geol. Pal. Inst. Leipzig. *Na* Nasenöffnungen, *Pm* Praemaxillaria, *M* Maxillaria, *N* Nasalia, *L* Lacrymalia, *Pn* Postnasalia, *F* Frontalia, *Pt* Postfrontalia, *Po* Postorbitalia, *J* Jugalia, *P* Parietalia, *St* Supratemporalia, *Os* Supraoccipitalia, *S* Squamosa, *Qj* Quadratojugalia.

weit zurückliegenden kleinen Augen, und der Tendenz den Ohreingang durch Verlängerung der Epiotikalecken zu umwachsen. Hypozentra groß, die Chorda dorsal umfassend, Pleurozentra reduziert. Interclavicula breit. Innere Zahnreihen normal ausgebildet. Capitosaurus im Buntsandstein und Cyclotosaurus im Keuper.

IIα Nebenordnung †**Acanthostomi** m.

Schädel kräftig, vorn verjüngt, hinten aufgewölbt, mit mäßig großen Augenhöhlen, großer Präfrontallücke, und großer Vomerlücke, großen Palatina und wohl ausgebildeten Transversa. Die Gaumenknochen tragen wenige innere Zähne am Kieferrand. Hierhin gehört als Typus Acanthostoma (Fig. 127 u. 128), ferner Dasyceps im englischen Karbon.

3. Stufe. Schädel kräftig, im hinteren Teil vorgewölbt mit einem eigenartigen Schläfendurchbruch.

III. Hauptordnung †**Trematocephali.**

Krokodilähnliche Formen mit kräftig skulpturiertem vorn verjüngtem hinten aufgewölbtem Schädeldach, das in der Schläfenregion jederseits einen einfachen Durchbruch aufweist. Es ist sehr bemerkenswert, daß sich auch innerhalb dieser typischen Hemispondylen ein Schläfendurchbruch einstellte, daß er aber offenbar in ganz anderer Weise erfolgte als bei den Paratheria und Säugetieren. Schrittbeine ziemlich kräftig. Bisher nur einige Formen im Perm von Texas durch Williston beschrieben.

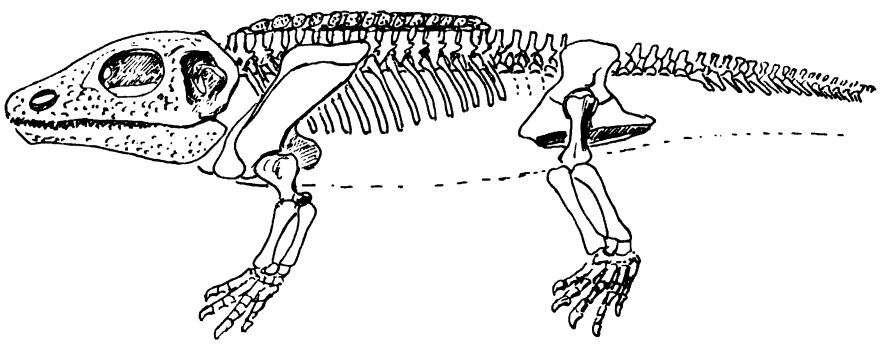


Fig. 129. Cacops aspidophorus Will. Skelett nach Willistons Abbildung gezeichnet. 1/4. Perm von Texas.

Das phylogenetische Verhältnis der Hemispondylen ist nicht leicht zu beurteilen. Wären sie die ältesten Tetrapoden, so würde man sie wohl als deren ursprünglichste Vertreter ansehen müssen. Das ist aber nicht der Fall, da ihnen die Mehrzahl der Microsaurier im Karbon vorangeht, und sie erst im Perm weitere Verbreitung erlangen. Ihre

zweifellos sekundäre Anpassung an das Wasserleben erklärt einen großen Teil ihrer niederen Organisation und läßt diese und namentlich auch die Hemispondylie, die sekundär auch bei Ganoiden auftrat, als epistatische Hemmungen ontogenetischer Bildungsprozesse erscheinen.

Bei dieser Auffassung läßt sich auch die stammesgeschichtliche Aufeinanderfolge ihrer Formenkreise am leichtesten verstehen. Die Branchiosauriden, die mit einer einzigen Form schon im Karbon von Ohio auftraten, wären die zunächst am stärksten gehemmten Typen, während durch unmittelbare Anpassung an das Wasserleben die kräftigeren Formen, die in der jüngeren Trias mit fast meterlangen Schädeln riesige Dimensionen erlangten, während die Trematocephali mit ihrem Schläfendurchbruch auf eigenem Entwicklungswege die höchste Organisationsstufe erreichten. Als Vorfahren anderer Tetrapoden können die Hemispondyla schon wegen ihrer Wirbelbildung nicht in Betracht kommen.

Alle übrigen Tetrapoden haben einheitlich ossifizierte, also vollständige „holospondyle" Wirbelkörper, in denen die beiden primären Urwirbelstücke zu einer neuen Einheit miteinander verschmolzen sind; sie bilden auch darin eine höhere Stufe der Wirbeltierentwicklung.

II. † Miosauria nom. nov.

Hauptklasse der zweiten Stufe.

Die Notwendigkeit, die Stegocephalen mit vollständigen „holospondylen" Wirbeln einerseits von den Hemispondyla, andererseits von den Amphibia und Reptilia abzulösen, führte mich dazu, den von Dawson als Microsaurier bezeichneten Formenkreis zum Range einer Klasse zu erheben. (Zool. Anz. 1909 S. 209.) Nachdem nun aber dieser Sammelpunkt für indifferente alte Tetrapodentypen geschaffen ist, die sich noch nach keiner der späteren stammesgeschichtlichen Richtungen festgelegt haben, wird es sehr schwierig, sie systematisch und diagnostisch von denjenigen Formen abzulösen, die eine gewisse Spezialisierung im Sinne der Reptilien, Paratherien oder Amphibien erfahren haben, aber in ihren wesentlichen Eigenschaften und diagnostischen Kennzeichen doch noch dem Typus der Microsauria angehören. Es sind das vor allem die Cotylosaurier und einige vereinzelte Typen, die teils den Reptilien, teils den Amphibien zugezählt werden.

Nun wäre der einfachste Ausweg, diese als Unterabteilungen der Klasse der Microsauria einzureihen, aber das scheint aus zwei Gründen untunlich. Erstens sind diese Formen z. T. so groß geworden, daß der Name Microsauria nicht mehr für sie paßt, und zweitens ist dieser Kreis

von Dawson, seinem Begründer, eben erheblich enger gefaßt und auf die Formen beschränkt worden, die auch von mir als Microsaurier bezeichnet wurden. Es erscheint hiernach doch richtiger, die Microsaurier im bisherigen Sinne zu belassen, sie aber als Unterklasse aufzufassen und sie mit einer zweiten Unterklasse, den Cotylosauria, in eine Klasse zu vereinigen. Für diese wäre der Name Miosauria geeignet, da bei ihren Vertretern die Sauriercharaktere noch nicht ausgeprägt sind, sie also eine Vorstufe zu den höheren Formenkreisen bilden. Durch die Ablösung der Cotylosauria von den Reptilien und Paratherien gewinnen diese sehr viel an systematischer Schärfe.

Für die Miosauria als Klasse ergibt sich nun folgende Definition: Kurzhalsige, shwerfällige, vierfüßige oder fußlose Kriech- oder Schwimmtiere mit stegalem Schädeldach, einfachem, meist schwach bezahntem Gaumen, indifferenten acrodonten Kegelzähnen am Kieferrand, doppelten oder dreiteiligen Hinterhauptsgelenken, mehrteilig zusammengesetztem Unterkiefer. Wirbel holospondyl und diplocoel, mit kräftigen Querfortsätzen und wohl ausgebildeten Rippen im ganzen Bereich des Halses und Rumpfes. Füße kurz, schwerfällig, mit noch unbestimmter Zehenformel. Schultergürtel mit wohl ausgebildeten Deckknochen. Ein bis zwei Sacralwirbel dienen zur Befestigung des Beckens. Als Hautskelett ist z. T. noch ein gleichmäßiges dünnes Schuppenkleid vorhanden, bei höheren Formen kommen größere aber vereinzelte Buckel in der Haut und Gastralia vor. Verbreitet im Karbon, Perm und in der Trias.

Dieser Kreis holospondyler, stegocephaler Tetrapoden ist immer noch so formenreich, daß vielleicht später seine weitere Zerlegung notwendig werden wird. Bei unsrer noch recht mangelhaften Kenntnis ihres Skelettbaues scheint mir aber schon ein wesentlicher Fortschritt darin zu liegen, daß wir seine Vertreter klar von den Hemispondyla, den Reptilia und den Amphibia loslösen. Es gehören hierher zunächst ältere Formen aus dem produktiven Oberkarbon von Ohio, Irland und aus der sogenannten Gaskohle von Nürschan in Böhmen. Die von Linton in Ohio sind von Edw. Cope[1]), die von Kilkenny in Irland von Huxley[2]) und die aus Böhmen von Ant. Fritsch[3]) monographisch bearbeitet worden. Ihr Erhaltungszustand muß als äußerst günstig be-

[1]) Edw. D. Cope: Synopsis of the extinct Batrachia from the coal measures. (Rep. Geol. Survey of Ohio. Vol. II. Columbus 1875. p. 349).

[2]) Th. Huxley: Description of Vertebrate-Remains from the Jarrow Colliery, Kilkenny. Transact. R. Irish Acad. Dublin 1867.

[3]) Ant. Fritsch: Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag 1883 u. folg.

zeichnet werden, da in der Regel vollständige Skelette vorliegen. Leider waren namentlich in älterer Zeit die Präparations- und Untersuchungsmethoden in der Paläontologie noch zu mangelhaft, um eine endgültige Klarstellung des zumeist recht fremdartigen Skelettbaues zu ermöglichen. Für die jüngeren und spezialisierten Formen kommen wesentlich die Arbeiten von Cope, F. Broili[1]), Jaekel[2]), S. Williston über die nordamerikanischen, die von H. G. Seeley[3]) und E. F. Newton[4]) über die englischen, und die von F. v. Huene[5]) über die zentraleuropäischen Formen in Betracht.

1. Stufe. Unterklasse **Microsauria** Dawson.
(Lepospondyli Zittel, Holospondyli Jkl.)

Kleine kurzhalsige, Land oder Süßwasser bewohnende, Eidechsen oder schlangenartige Tetrapoden mit stegalem, verschieden zusammengesetztem Schädeldach, diplocölen[6]) Wirbelkörpern, wohl entwickelten Zygapophysen und Querfortsätzen, meist zweiköpfigen Rippen. Extremitäten zum Teil als Lauffüße wohl verknöchert, zum Teil rückgebildet oder ganz fehlend. Historische Verbreitung im Karbon und Perm.

Der von Zittel gegebene Name Lepospondyla bedeutet Hülsenwirbel, besagt aber damit nichts Wesentliches und Charakteristisches für diesen Kreis, insofern auch bei Amphibien ähnliche dünne Hülsenwirbel vorkommen und die spezialisierterer Microsaurier nicht mehr als hülsenförmig bezeichnet werden können. Der von mir im Kolleg gebrauchte und von Herrn K. Schwarz auch in der Literatur eingeführte[7]) Name Holospondyla bedeutet nur einen Gegensatz zu den Hemispondyla

---

[1]) Ferd. Broili: Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas (Paläont. LI). Stuttgart 1904.

[2]) O. Jaekel: Über Ceraterpeton, Diceratosaurus und Diplocaulus (Neues Jahrb. f. Mineral. 1903, I, S. 109).

[3]) H. G. Seeley: Pareiasaurus bombideus (Owen) and the significance of its affinities to amphibians, reptiles and mammals. Phil. Transact. Roy. Soc. London 1888 und 1891.

[4]) E. T. Newton: On some Reptiles from the Elginsandstone. Phil. Transact. Roy. Soc. London 1893.

[5]) F. v. Huene: Übersicht über die Reptilien der europäischen Trias. (Paläontograph.) Jena 1902.

[6]) Gewöhnlich bezeichnet man diese vorn und hinten ausgehöhlten Wirbelkörper als „amphicöl". Amphi bezieht sich aber auf den Umfang, amphicöl könnte also nur die seitliche Einbuchtung von Wirbelkörpern bedeuten.

[7]) Hugo Schwarz: Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen (Lepospondyli Zitt.). Beitr. z. Paläont. und Geolog. Österreich-Ungarns und des Orients. Wien 1908. Bd. XXI. S. 63.

und hatte nur Sinn, solange diese Abteilungen innerhalb der Stegocephala unterschieden wurden. Der Name Microsauria, den Dawson allerdings nur für einen Teil dieser Formen gebrauchte, deutet wenigstens ein sehr charakteristisches Merkmal, die geringe Größe dieser ältesten Tetrapoden an.

Die Microsaurier stellen nur eine kurze, schnell ausgestorbene Entwicklungsreihe dar, von der sich allerdings einige Typen als Nebenordnungen separierten.

In die Hauptreihe gehören offenbar die landbewohnenden vierfüßigen, salamander- oder eidechsenartigen alten Haplosauri, während sich die zum Schwimmen aptierten Urosauri, die schlangenförmigen Aistopodi und die breitköpfigen Nectridei ziemlich weit von dem normalen Typus entfernt haben und selbständige Nebenordnungen bilden.

Hauptordnung **Haplosauri** m.

Salamander- oder eidechsenartige Formen mit vier als Geh- oder Schwimmfüßen ausgebildeten fünfzehigen Extremitäten, mit dreieckigem Kopf, kurzem Hals, langem Rumpf, langem, einfach skelettierten Schwanz, langen zweiköpfigen Rippen.

Hierher gehören als Familien die Hylonomidae und die Microbrachidae (einschließlich Limnerpeton). (Fig. 130 u. 131.)

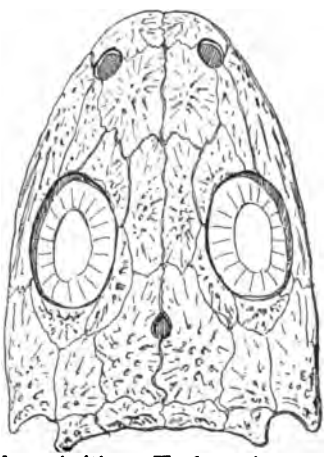


Fig. 130. Schädel eines sehr primitiven Haplosauriers aus den unterpermischen Süßwasserkalken von Niederhäßlich bei Dresden. $^2/_1$.

Iα Nebenordnung **Urosauri** m.

Schlanke eidechsenartige Formen mit langem, seitlich komprimiertem kräftig skelettierten Ruderschwanz. Füße zum Teil rückgebildet. Hierher gehören als Repräsentanten selbständiger Unterordnungen die Scincosauridae mit Sauravus (Fig. 132), Urocordylidae und Ophiderpetondidae.

Fig. 131. Microbrachis pelecani Fritsch. Nat. Größe. Schädel etwas breit gedrückt, mit deutlichen Augenhöhlen, sehr kleinen Vorderbeinen am 8. Wirbel bei →, und unverknöchrten Schwanzwirbeln. Oberstes Karbon. Nürschan, Böhmen. (Orig. Museum Berlin.)

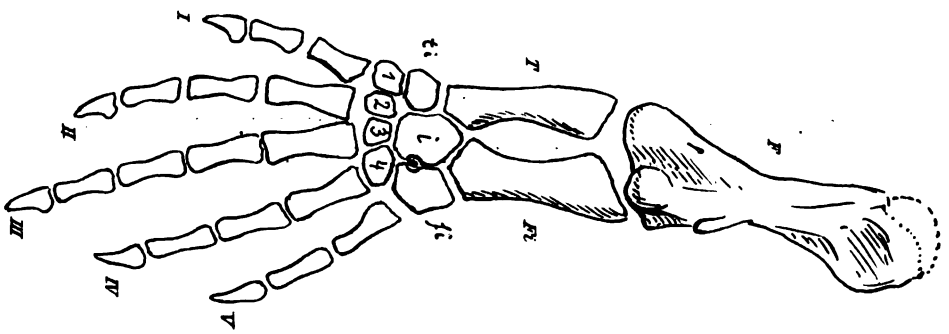


Fig. 132. Linker Fuß von Scincosaurus crassus Fritsch mit einem vollständig verknöcherten Tarsus. Größe $^4/_1$. Oberstes Karbon. Nürschan, Böhmen. (Orig. Museum Berlin).

Iβ Nebenordnung **Aistopodi** Miall.

Fußlose, schlangenartige, langgestreckte Formen mit einfach gebauten Wirbeln, spitzem Kopf, einfachen einköpfigen Rippen.

Hierher gehören die Dolichosauridae und Molgophidae.

Iγ Nebenordnung **Nectridei** Miall.

Salamanderartige Vierfüßler mit breitem, durch kleinen Mund und wenig Knochen der Schläfenregion ausgezeichnetem Schädel, kurzem Hals und Rumpf, langem peitschenförmigen Schwanz mit einfachen, bis zum Ende verknöcherten Wirbeln.

Hierher die drei, wohl Familien repräsentierenden Gattungen Diceratosaurus Jkl., Ceraterpeton Huxley und Diplocaulus Cope. (Fig. 133, 134 u. 135.)

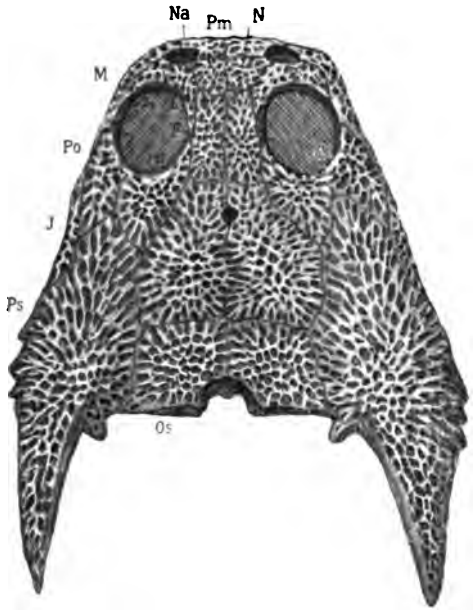


Fig. 133. Diceratosaurus punctolineatus Cope sp. Schädeldach. Oberes Karbon. Linton, Ohio. $2^1/_2 : 1$. (Nach Jaekel.)

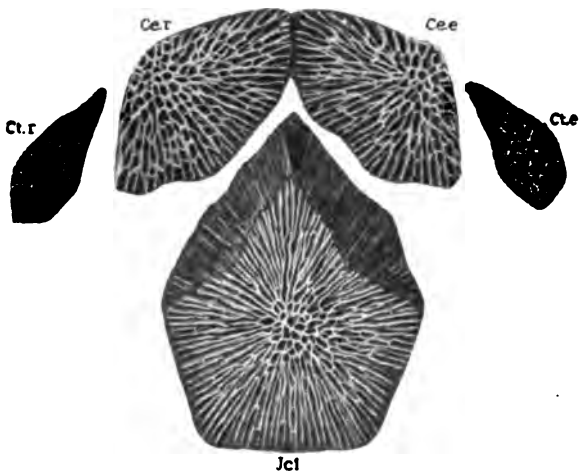


Fig. 134. Dermales Schulterskelett derselben Art, vorn die großen Clavicula, daneben die Cleithra, unten die Interclavicula. Alle sind skulpturierte Deckknochen. $^2/_1$. (Nach Jaekel.)

Von diesen vier Ordnungen scheinen mir die sehr spezialisierten Ordnungen der Urosauri und Nectridei im Palaeozoicum ausgestorben zu sein. Die Haplosauri scheinen dagegen den Ausgangspunkt der Cotylosauria zu bilden. Ob die Aistopodi ausgestorben sind oder vielleicht

mit den Gymnophionen in Beziehung zu bringen sind, bedarf weiterer Entdeckungen vollständig erhaltener Formen.

Fig. 135. Diplocaulus magnicornis Cope. Unterseite des Schädels und der ersten Wirbel, auf der rechten Seite mit einem Unterkieferast. Perm von Texas. $^1/_8$. (Nach S. Williston.)

2. Stufe. Unterklasse **Cotylosauria** Cope.

Es erscheint mir zweckmäßig, die Cotylosaurier im Sinne der meisten Autoren d. h. mit Einschluß der Pareiasaurier, hier als Oberstufe den Microsauriern anzuschließen, da sie sich, wie schon H. F. Osborn betonte, noch nicht klar nach den beiden Richtungen der Reptilien oder der Paratheria-Mammalia entschieden haben. Durch ihr stegales Schädeldach ordnen sie sich den alten Typen unter, erheben sich aber über dieselben nicht nur durch ihre steigende Körpergröße, sondern auch durch Spezialisierung ihres Schädels, der Gliedmaßen und der Schwanzbildung. Auch eine Halsbildung macht sich bei ihnen geltend und nähert ihre Körperform dadurch den höheren Typen. Ihr Schädeldach beginnt sich im Sinne seiner Muskulierung zu formen und die Bezahnung verschiedener Nahrung anzupassen.

Die Cotylosaurier werden dadurch zur Stammgruppe ältester Reptiltypen, vor allem aber der Paratheria, die sich in gerader Linie aus ihnen entwickelten.

Den Ausgangspunkt dieser Unterklasse der Cotylosauria bilden allem Anschein nach Formen, die den systematisch noch einfacheren Microsauriern angehören und als deren primitive Vertreter vor der Schwelle von Urreptilien und Paratherien stehen. Scharfe Grenzen gibt

es hier erfreulicherweise nicht mehr, und es ist schließlich in das Belieben des einzelnen Forschers gestellt, ob er einen solchen Grenztypus schon den Reptilien oder den Paratherien zuweisen will. Die Formen aus der Verwandtschaft von Datheosaurus aus dem Perm von Schlesien scheinen sowohl in der Gesamtform des Körpers, wie auch der Länge des Rumpfes und Schwanzes den Reptilien schon sehr nahe zu stehen. Weniger primitiv als Datheosaurus aus dem schlesischen unteren Perm scheinen Pariotichus und Labidosaurus aus dem oberen Perm von Texas zu sein.

Definition: Cotylosauria sind höher organisierte Miosauria, deren Schädel sich durch Kontraktion der präorbitalen Region und durch Brückenbildung in der Schläfenregion im Sinne der höheren Tetrapoden zu formen beginnt. Ihr Parasphenoid wird verkleinert, ihr Hinterhauptsgelenk bildet in der Regel das Basioccipitale im Condylus stärker aus und führt dadurch zur Bildung eines tripartiten Condylus. Die vordere Lage der äußeren und inneren Nasenlöcher bleibt bestehen, ebenso eine primitive Bezahnung, die auch auf die inneren Gaumenknochen ausgedehnt bleibt. Der Schultergürtel nimmt den bogigen Habitus der Reptilien an, bewahrt aber in der Regel noch die Cleithra. Die Wirbelkörper sind meist kräftig verknöchert, behalten aber den diplocoelen Charakter. Im Becken bleiben die ventralen Knochen bis zur Symphyse flächig ausgebreitet. Die Gliedmaßen werden kräftiger muskuliert, so daß sich die Knochen spezialisieren, namentlich die Oberarmknochen an den Enden ausbreiten. Die Zehenformel bleibt unsicher und anscheinend noch nicht fest bestimmt.

Innerhalb der Cotylosauria lassen sich wohl jetzt schon zwei Richtungen auseinander halten, deren eine zu den Reptilien, deren andere zu den Paratherien und damit zu den Säugetieren überleitet. Für die letzteren ergibt sich als Ordnungsname der im gleichen engeren Sinne schon mehrfach gebrauchte Name „Pareiasauri", um deren Typus sich zweckmäßig die bisher bekannten Vertreter dieses Typus scharen. Die reptilienartigen Formen lassen sich etwa um Datheosaurus gruppieren. Die in der Richtung zu den Säugetieren führende Ordnung werden wir als Hauptordnung, die zu den Reptilien führende als Nebenordnung auffassen können.

Hauptordnung **Pareiasauri** Seeley.

Der für diesen Formenkreis synonym gebrauchte Name Copes Cotylosauria war viel weiter und enthält in der späteren Fassung der

Autoren allem Anschein nach sehr verschiedenartige Formen, während die Pareiasauri Seeleys an den Typus der vorliegenden Unterordnung anknüpften, und einen wesentlich engeren Kreis umfassen. Für diese gilt folgende Definition:

Pareiasauri sind schwerfällige z. T. ziemlich große Paratherier mit geschlossenem „stegalem" Schädeldach, ohne Schläfendurchbrüche und ohne echte Jochbogenbildung. Ihre Nasenlöcher sind getrennt. Ihr Gaumen ist nahezu „craniopalatin", ihr Hinterhauptcondylus konzentriert unter starker Beteiligung des Basioccipitale. Ihr Unterkiefer weist noch alle primitiven Deckknochen, aber einen schwachen Coronoidprozeß auf. Ihr Schultergürtel zeigt außer Claviculis und Interclavicula z. T. noch Cleithra als obere Deckknochen. Die Scapula besitzt ein „Acromion". Ihr Becken ist „bisacral" d. h. an zwei Wirbeln angehängt, die unteren Beckenknochen (Pubis und Ischium) sind ventral in langer Symphyse verbunden. Die Zehenformel ist noch nicht klargestellt, nähert sich aber dem Typus 2.3.3.3.3. Alle Wirbel tragen Rippen. Hals und Schwanz sind kurz, die oberen Bögen der Rumpfregion sind breit und kräftig verknöchert, die Dornfortsätze kurz.

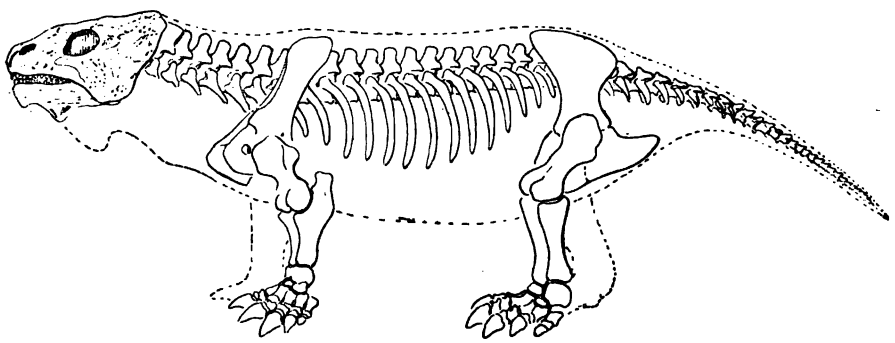


Fig. 136. Pareiasaurus Beani Seeley. Skelett rekonstruiert. Oberes Perm, Südafrika. (Nach Jaekel.)

Diese Form und Sclerosaurus armatus (Aristodesmus Rütimeyeri) aus dem Buntsandstein von Basel bilden mit ihrem höheren, vorn abgestutztem Kopf und ihren großen Stacheln am Kopf eine besondere Familie der Pareiasauri. Ferner gehören hierher die Diadectidae mit dem noch fraglichen Empedias und mit Chilomys. Bei diesem letzteren sind die hinteren Backzähne schon stark nach innen ausgedehnt und die bei Pareiasaurus noch vorhandene innere Bezahnung des Gaumens speziell der Pterygoiden ist verschwunden.

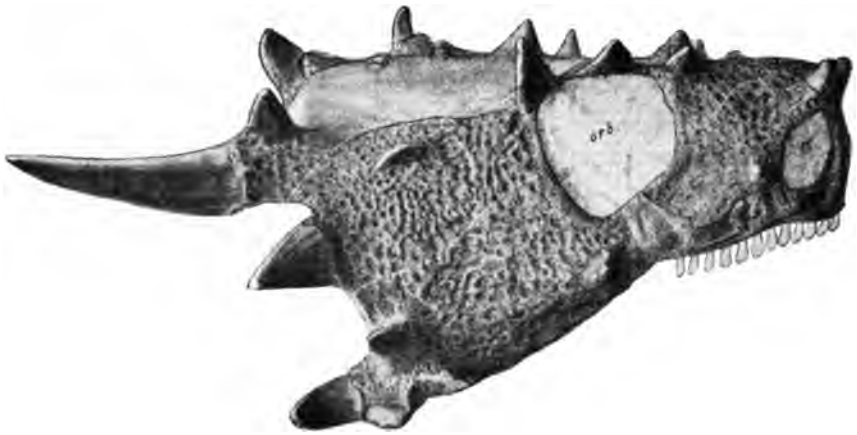


Fig. 137. Seitenansicht des Schädels von Elginia mirabilis Newt. vermutlich aus unteren Triasschichten des „neuen roten Sandstein" Schottlands. $^1/_2$. (Nach Newton.)

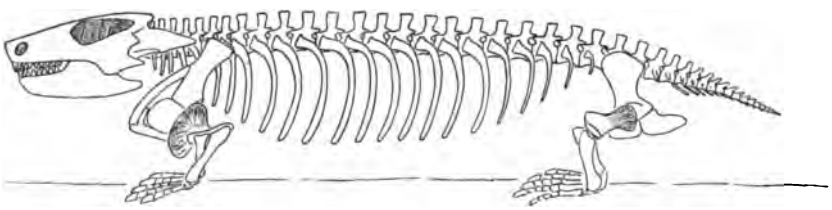


Fig. 138. Sclerosaurus armatus von Meyer. Aus Buntsandstein. Riehen bei Basel. $^1/_3$. (Restauration von F. v. Huene.)

Nebenordnung **Datheosauri.**

Eidechsenartige, mäßig große Vierfüßler, mit stegalem, dickem Schädeldach, vorn gelegenen Nasenlöchern, mäßig großen Augenhöhlen,

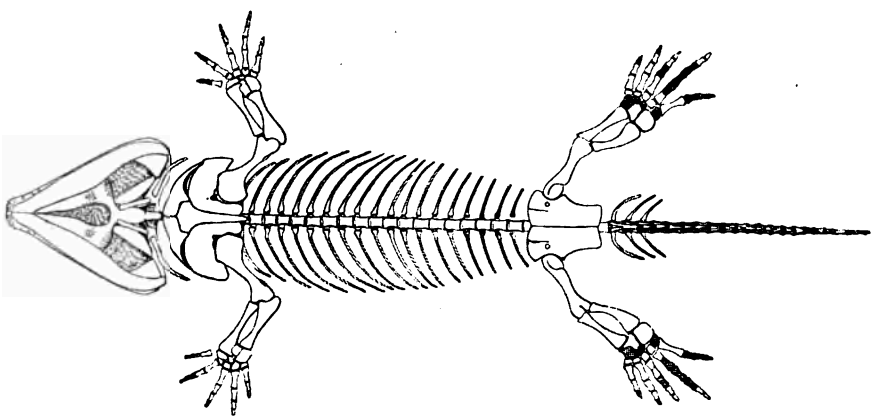
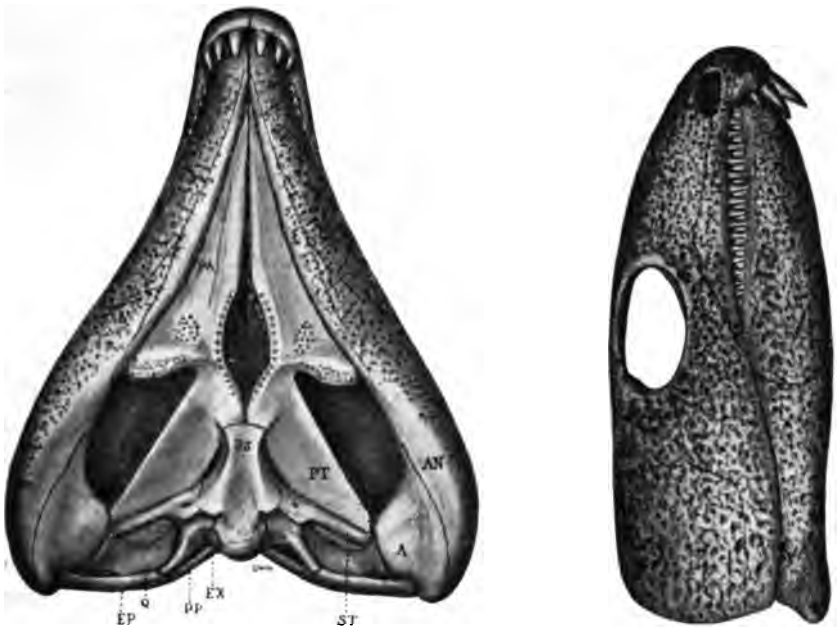


Fig. 139. Pariotichus laticeps Williston. Perm von Texas. Restaurierte Ansicht der Unterseite des Skelettes. $^1/_4$. (Nach Williston.)



A *B*

Fig. 140. Labidosaurus hamatus Cope. *A* von der Gaumenfläche, *B* von der Seite gesehen. Oberes Perm Texas. $^2/_3$. (Nach Williston.)

Fig. 141. Datheosaurus macrurus Schröder. Unteres Perm. Neurode, Schlesien. $^1/_4$. (Nach Schröder.)

mit starken Vorderzähnen, großen bezahnten Pterygoiden, einfachem Condylus, kurzen, indifferenten Beinen, mit biplatem Humerus, anscheinend reptilienartiger Zehenzahl. Rippen gleichförmig ausgebildet. Hierhin gehören die Datheosauriden, Labidosauriden und andere weniger vollständig bekannte Typen, wie Isodectes.

III. Nebenklasse **Amphibia** (Blainville 1818).

Das Merkmal, das Blainville in erster Linie veranlaßte, die Amphibien von den Reptilien abzutrennen, war die amphibische Lebensweise zwischen den beiden Elementen des Wassers und der Luft, die Atmung ihrer Jugendformen durch Kiemen, die der erwachsenen durch Lungen. Darauf beruhte auch ihre phylogenetische Beurteilung, man hielt sie für die Übergangsformen der Fische zu den landbewohnenden Tetrapoden. Seitdem nun durch v. Mehely u. a. Amphibien bekannt wurden, die sich ohne jenes bisher charakteristisch erschienene Larvenstadium direkt vom Ei zur fertigen luftatmenden Landform entwickeln, müssen wir notgedrungen nach anderen Kennzeichen zur Charakteristik der Amphibien suchen, und ihre bisherige entwicklungsgeschichtliche Beurteilung einer Revision unterziehen.

Durch die hier erfolgte Ablösung vieler fossiler Typen, die bisher den Amphibien untergeordnet wurden, wie der Hemispondyla und Microsauria, sind die Amphibia wesentlich auf die Formenkreise der lebenden Typen und deren unmittelbare Vorfahren beschränkt. Diese Formenkreise sind wohl umgrenzt und gegenwärtig scharf voneinander gesondert, die Urodela, die Anura und die Gymnophiona oder Coecilia.

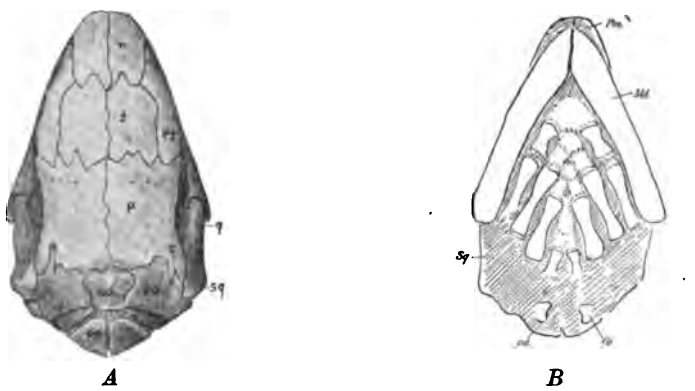
Charakteristisch ist für diese Amphibien außer ihrer zumeist aquatischen Ontogenie ihre holospondyle Wirbelbildung, der doppelte Condylus am Hinterhaupt, das große Parasphenoid, der große einfache Durchbruch in der Schläfenregion, der Mangel deutlicher Epiotikalecken, die einköpfigen kurzen Rippen und die Anhängung des Beckens an einem einzigen Wirbel.

Die historische Entwicklung dieser Formenkreise ist noch ganz dunkel. Die Frösche, die sich als spezialisierteste Formen erweisen, schienen bisher erst im Tertiär aufzutreten. Nun wird uns ein neuer Fund eines echten Frosches im oberen Jura Spaniens durch A. Smith Woodward bestätigt. Ebenso isoliert ist noch das älteste Vorkommen eines Urodelen (Hylaeobatrachus) in der unteren Kreide, dem Iguanodontenlager von Belgien. Fossile Gymnophionen sind noch nicht

mit Sicherheit festgestellt, und doch möchten wir glauben, daß diese Blindwühler ein sehr alter Typus der Amphibien sein müßten. Die Möglichkeiten einer fossilen Erhaltung von Amphibien sind offenbar gering, so daß nur besonders günstige Umstände die gelegentliche Erhaltung einzelner Individuen ermöglichten und deren geologische Verbreitung kein Bild von der historischen Entwicklung der Klasse bieten kann. Ganz unklar erscheint namentlich die verwandtschaftliche Stellung der Gymnophionen, die vielleicht noch mit paläozoischen Microsauriern in unmittelbarem Konnex stehen. Der von J. Williston vor kurzem genauer beschriebene Lysorophus aus der oberen Steinkohlenformation von Ohio U. S. A. mag seiner Kiemen wegen zu den „Amphibien" gehören und erinnert auch im Schädelbau an Gymnophionen. Amphibien sind hiernach:

Holospondyle meist kleine Land- oder Süßwasserbewohner mit breitem, flachen Kopf, dessen primäres Schädeldach Schläfen und Wangenregion frei läßt. Paroccipitalecken fehlen. Gaumen craniopalatin. Parasphenoid und Pterygoidea in der Gaumenfläche sehr ausgebreitet. Postpalatine Gaumenlücken groß. 2 Condyli occipitales. Zähne meist in einer Reihe auf den Kiefern, bisweilen rückgebildet. Rippen einköpfig kurz. Füße vorn mit 4 Zehen und 2.2.3.3 oder 1.2.3.3 Phalangen, hinten mit 5 Zehen und 2.2.3.4.3 oder 2.2.3.3 Phalangen. Entwicklung meist im Wasser unter Bildung eines fußlosen Larvenstadiums.

Die Formenkreise der Amphibien sind in phylogenetischer Hinsicht noch ganz ungeklärt. Die folgende Gruppierung muß daher als provisorisch bezeichnet werden und soll in erster Linie dem formalen Bedürfnis zu Hilfe kommen.



A *B*

Fig. 142. Lysorophus tricarinatus Cope. Perm von Illinois. $^2/_1$. *A* Oberseite des Schädels (nach Williston), *B* Unterseite mit den Kiemenbögen. Restauriert.

I. Stufe. Paläozoische Formen mit stegalem Schädeldach mit persistenten Kiemen. Hierhin stelle ich als Hauptordnung den jetzt von Williston genauer beschriebenen Lysorophus (Fig. 142).

Eine zweifelhafte Stellung nehmen die Gymnophionen ein. Die Zoologen betrachteten sie gewöhnlich als Nachkommen der Urodelen, aber manche Momente sprechen dafür, daß sie einen älteren Typus darstellen und etwa an die Ordnung der Lysorophi als Nebenordnung anzuschließen seien. Daß sie fossil nicht erhalten sind, erklärt sich aus ihrer Lebensweise in humosem Boden, der ihrer Erhaltung keinerlei Aussichten bietet.

Iα Nebenordnung **Gymnophiona** (Coeciliae, Apoda), Blindwühler.

Fußlose, wurmförmige Amphibien mit unterirdischer Lebensweise, verknöcherten Augen, großem Paraphenoid, unterbrochenem Oberkieferrand. Haut weich mit rudimentären Schuppen (Fig. 143).

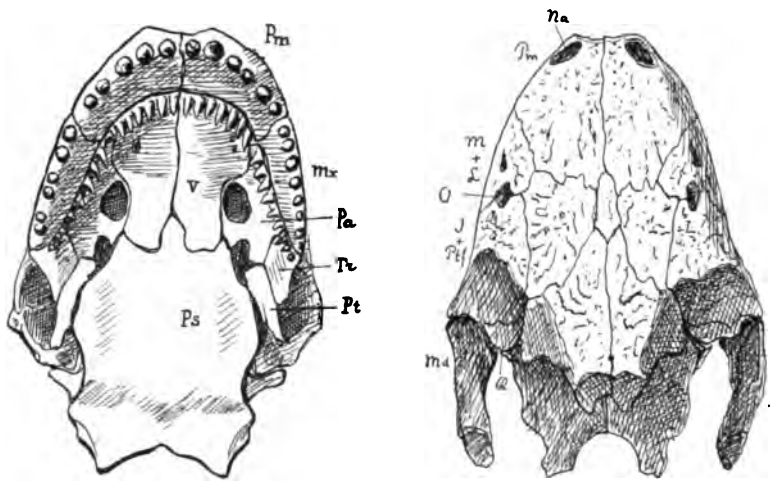


Fig. 143. Schädel eines lebenden Gymnophionen von der Unter- und Oberseite. *Ps* Parasphenoid, *v* Vomer, *Pm* Praemaxillen, *mx* Maxillen, *Pa* Palatina, *Tr* Transversa, *Pt* Pterygoidea. — *Na* Nasenlöcher, *O* Orbita, *L* Lacrymale, *Q* Quadratum, *J* + *Ptf* Jugale und Postfrontale, *Md* Hinterende der Mandibel.

II. Stufe. In dieser fasse ich die Urodelen in der Hauptordnung, die Anuren in der Nebenordnung zusammen.

Diese zweite Stufe der Amphibienentwicklung ist gekennzeichnet durch flachen, in der Schläfenregion durchbrochenen Schädel, sehr großes Parasphenoid, amphicöle oder hemicöle Wirbelkörper, kurze Rippen, reichliche Erhaltung vom Knorpel im Skelett.

II. Hauptordnung **Urodela** oder **Caudata** Dumeril.

Vierfüßige geschwänzte Amphibien mit breitem Kopf, walzenförmigem langem Rumpf, komprimiertem Ruderschwanz. Gliedmaßen klein oder teilweise rückgebildet. Schädel mit großem Parasphenoid,

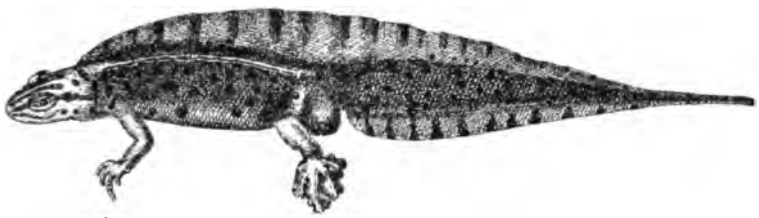


Fig. 144. Molge vulgaris L. var. Kapelana von Mehely. Männchen in der Wassertracht aus Nordungarn. 1/2. (Nach L. von Mehely.)

breiten Pterygoidea und weiten Orbita. Kieferrand zwischen den Maxillen und dem Quadratum weit unterbrochen.

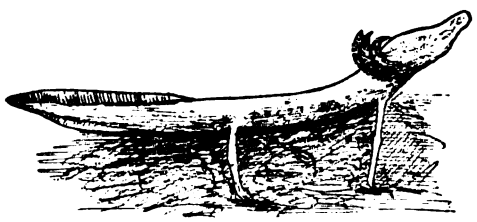


Fig. 145. Typhlomolge rathbuni. 1/2. Eine blinde in einem 60 m tiefen Brunnen in Texas entdeckte Form. (Nach Blackford aus Versluys.)

Daß die früheren Unterordnungen der Perennibranchiaten und Cryptobranchia oder Derotremen stammesgeschichtlich nicht haltbar sind,

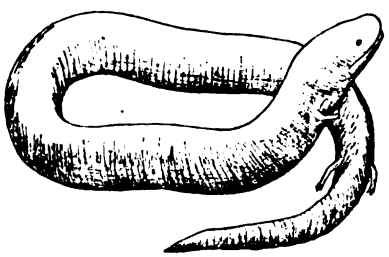


Fig. 146. Amphiuma means aus Brehm. (Nach Versluys.)

bedarf keines Hinweises mehr, seitdem die Persistenz der Embryonalkiemen als epistatische Hemmung der Ontogenie von Derotremen erkannt ist.

Iβ Nebenordnung **Anura**, Ecaudata, Frösche.

Schwanzlose, vierfüßige Amphibien mit sehr kurzem Rumpf, rückwärts verschobenen langen Ilia und einem dem Becken eingelagerten Pygostyl, dem verwachsenen Schwanzende der Wirbelsäule.

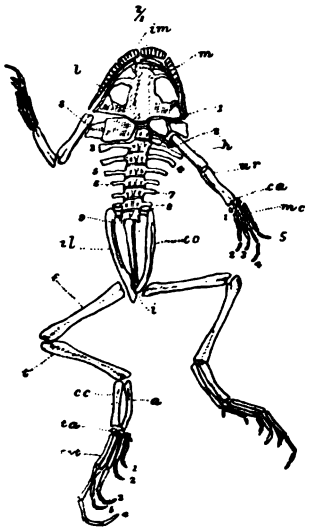


Fig. 147. Oxyglossus pusillus Owen sp. Ein fossiler Frosch aus dem Tertiär von Bombay. $^1/_2$. (Nach Stolitzka.)

Fig. 148. Phrynixalus biroi. von Mehely von Neu-Guinea. Ein direkt ohne Larvenstadium entwickelter Landfrosch. (Nach L. v. Mehely.)

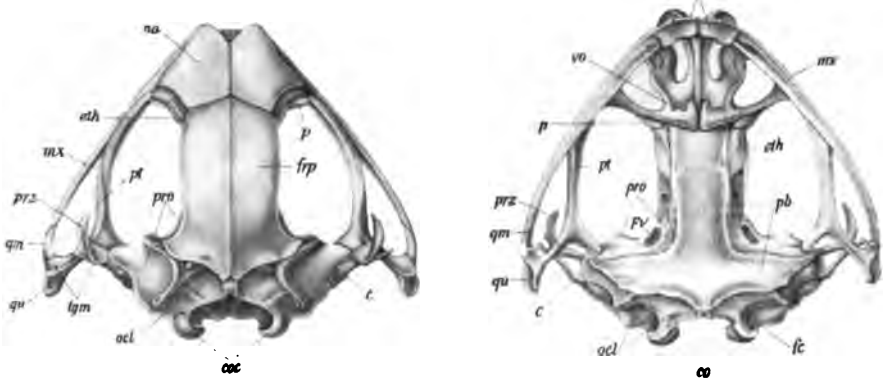


Fig. 149. Copiula oxyrhina Blgr. Ein Landfrosch von Neu-Guinea. Schädel von oben und von unten. $^4/_1$. (Nach L. v. Mehely.)

IV. Nebenklasse **Reptilia** (restr. Jaekel 1910).

Das System der Reptilien wurde immer schwieriger, je mehr Vertreter ausgestorbener Formenkreise bekannt wurden. Mit den wenigen überlebenden Typen war man früher schnell fertig geworden, aber die Paläontologie lehrte allmählich eine solche Fülle älterer Formen kennen, die sich den lebenden nicht einordnen ließen, daß man sich zunächst zur Aufstellung einer großen Zahl neuer Ordnungen innerhalb der Klasse genötigt sah. Naturgemäß standen diese untereinander in sehr verschieden engen Beziehungen, aber es schien sehr schwierig, sie in größere Einheiten innerhalb der Klasse zusammenzufassen. Einen entscheidenden Fortschritt in diesen Studien bedeutete der Versuch H. F. Osborns[1]), alle Reptilien nach dem Vorhandensein eines einfachen oder zweier Jochbögen in Synapsida und Diapsida zu teilen. Aber einerseits verringerten Modifikationen in der Ausbildung der Bögen den diagnostischen Wert dieser Einteilung, und andererseits versagte das Prinzip gegenüber älteren Formen, die sich sozusagen auf keine jener beiden Richtungen festgelegt hatten.

In zwei Schriften, der einen „Über das System der Reptilien“[2]), einer zweiten „Über die Paratheria, eine neue Klasse von Tetrapoden“[3]) habe ich versucht, diese Schwierigkeiten zu beseitigen, indem ich einerseits die echten Synapsida von den Reptilien ganz lostrennte und als Paratheria in engere Beziehung zu den Mammalia brachte, andererseits einen Teil der bisher als Synapsida betrachteten Typen als ursprünglich diapsid erweisen konnte, und nun den diapsiden Bau des Schädels, den einfachen Condylus, die volle Ausbildung der postdentalen Elemente des Unterkiefers und die Phalangenformel 2 . 3 . 4 . 5 . 3—4 als die primären Haupteigenschaften aller Reptilien hinstellen konnte.

Die nun als echte Reptilien übrigbleibenden Formenkreise umfassen also die Diapsida im Sinne Osborns, und von dessen Synapsida die Sauropterygii und Placodonti. Die Diapsida wurden von Osborn in folgender Weise gegliedert:

I. Diaptosauria: 1. Protorosauria, 2. Pelycosauria, 3. Rhynchosauria, 4. Procolophonia, 5. Proganosauria, 6. Choristodera, 7. Rhynchocephalia.

---

[1]) The Reptilian subclasses Diapsida and Synapsida etc. (Mem. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. I, pt. 8.)

[2]) Zool. Anz. XXXV 11.

[3]) Ebenda XXXVI 6/7.

II. Phytosauria: 1. Belodontia, 2. Aetosauria.
III. Ichthyosauria.
IV. Crocodilia.
V. Dinosauria: 1. Theropoda, 2. Cetiosauria, 3. Orthopoda.
VI. Squamata: 1. Lacertilia, 2. Mesosauria, 3. Ophidia.
VII. Pterosauria.

Die gesperrten Namen repräsentieren Superorders, die anderen Orders. Da beide aber hier einander gleichstehen, ist es zu beanstanden, daß sie im System verschiedene Rangbezeichnung erhalten haben. Es lassen sich aber gegen obige Einteilung auch insofern Einwände erheben, als die Reihenfolge natürliche Gruppen auseinanderzieht, wie namentlich die Phytosauri, Dinosauri und Crocodili, die sicher eine phyletische Einheit bilden. Auch sind nun die Nothosauri, Placodonti und Plesiosauri in diesen Formenkreis einzureihen.

Dieses System der Reptilien suchte ich dann gegenüber der Osbornschen Einteilung zu modifizieren, indem ich folgende Formenkreise als diapside oder als echte Reptilia zusammenfaßte.

Ordnungen:	Unterklassen:
1. Protorosauri 2. Naosauri 3. Procolophonii 4. Sphenodonti 5. Rhynchosauri 6. Champsosauri	I. Archaeosauria
1. Mesosauri 2. Ichthyosauri 3. Sauropterygii 4. Placodonti	II. Enaliosauria
1. Lacerti 2. Mosasauri 3. Ophidii	III. Lyognatha
1. Dinosauri 2. Crocodili 3. Pterosauri	IV. Hyperosauria

Was die Benennung der Abteilungen betrifft, so waren die der kleineren Einheiten, die als Ordnungen gelten können, im ganzen festgelegt. Einige der älteren Namen, wie z. B. Rhynchocephalen, hatte

ich fallen lassen, weil sie in sehr verschiedenem Sinne verwendet worden waren und ihrem sprachlichen Sinne nach für die wenigsten ihrer Vertreter paßten. Im allgemeinen erschienen diese Ordnungen auch insofern gleichwertig, als ihre Vertreter in der Tat morphologische Typen von annähernd gleicher Bedeutung repräsentieren. Ihre Wortbildung war insofern einheitlich geregelt, als alle auf i oder ii endigen. Daß ihr Inhalt an einzelnen Formen sehr verschieden ist, ist selbstverständlich: während die Dinosauri, Crocodili, Lacerti und Ophidii ein ganzes Heer von Formen enthalten, bestehen andere, wie z. B. die Mesosauri, Placodonti, Champsosauri, nur aus wenigen Gattungen und Arten.

Für die Klasse in diesem engeren Sinne läßt sich nun folgende Diagnose aufstellen.

Reptilien sind luftatmende, wechselblütige, beschuppte, gepanzerte oder nackthäutige Tetrapoden, die Eier legen oder lebendige Junge produzieren.

Ihre Skeletteile sind größtenteils verknöchert, auch die Enden ihrer Fußknochen. Ihre Wirbel sind holospondyl an beiden oder einer der Endflächen vertieft. Ihre Rippen sind lang, zwei- oder einköpfig, in der ganzen Rumpfregion, der Hals- und vorderen Schwanzregion wohl entwickelt, im Schwanz durch paarige untere Bögen ergänzt, die interzentral gestellt sind und bisweilen besondere Stücke (sog. Interzentren) als Stützpunkte haben.

Der Schädel ist außer bei einigen primitiven Typen diapsid, aber der untere (Wangen-) Bogen kann verkümmern. Die Nasenlöcher sind getrennt, öfters zurückgeschoben, die Choanen ebenfalls getrennt im vorderen Teil der Gaumenfläche (nur die Krokodilier sind in der Nasenbildung abweichend spezialisiert). Vomera, Transversa und Pterygoidea sind wohl entwickelt und anfangs bezahnt, die letzteren halten in großer Ausdehnung und meist median verbunden die „pterygopalatine" Gaumenfläche zusammen. Das Parasphenoid ist klein, eine Bulla tympanica fehlt. Das Hinterhauptsgelenk bildet ein einfacher Condylus unter dem Foramen magnum. Das Kiefergelenk wird nur vom Quadratum gebildet. Der Unterkiefer ist mit zwei vorderen und zwei hinteren Deckknochen bedeckt und weist am Kronfortsatz 1 oder 2 Complementaria auf. Am Cranium sind immer selbständige Prämaxillen und öfter auch besondere Postnasalia vorhanden, die Augenhöhlen vollkommen umgrenzt, hinten durch ein Postfrontale und Postorbitale geschlossen. Die obere oder Schläfengrube von den letzteren, dem Parietale und Squamosum, die untere oder Wangengrube von den Postorbitale, Jugale, Squamosum und Quadratojugale umgeben; letzteres kann mit dem unteren („Wangen"-) Bogen verkümmern. Besondere „Epiotica" sind öfters noch über den Occipitalia lateralia ausgebildet.

Die Zähne sind einspitzig, kegel-, meißel-, spatel- oder säbelförmig, aus Pulpodentin mit Schmelzbelag, acrodont, pleurodont oder bothrodont ohne geschlossene Wurzeln befestigt, und werden meist durch laterale, selten durch vertikale Verdrängung ersetzt.

Der Schultergürtel ist vierteilig, Suprascapulare und Präcoracoid persistieren öfters knorpelig; bogige Claviculae und eine rückwärts verlängerte Interclavicula (Episternum) sind meist vorhanden. Der Humerus weist häufig ein Foramen ulnare (entepicondyloideum), seltener auch ein Foramen radiale (ectepicondyloideum) auf. Die Ulna meist kräftig, ebenso wie die Fibula ursprünglich dominierend. Fußwurzeln von den fast immer selbständigen Metapodien getrennt. Zehen meist vollzählig, bisweilen eine, selten zwei reduziert. Die Phalangenformel ist 2.3.4.5.4—3, wird aber bei Schwimmformen gesteigert. Die Endphalangen sind bei den Landbewohnern mit großen, nicht retraktilen Krallen besetzt.

Das Becken ist primär an 2 Sacralwirbeln befestigt, die aber bei hüpfenden Formen vermehrt werden. Das Becken zeigt in der Regel eine lange ventrale Symphyse und einen Einschnitt oder ein Foramen obturatorium in dem meist flächig ausgebreiteten Os pubis.

Stabförmige Gastralia (sogenannte Bauchrippen) sind bei allen älteren Gruppen vorhanden, werden aber bei jüngeren rückgebildet.

Der Schwanz ist nicht scharf vom Rumpfe gesondert, in der Regel lang, mit interzentralen Hämapophysen.

Der After liegt in der Bauchfläche.

Fossil vielleicht schon vom Karbon, sicher vom Perm bis zur Gegenwart.

Die wesentlichsten dieser Merkmale ergeben folgende kurze Definition:

Körper gestreckt, meist mit langem Schwanz und Hals. Haut oft plattig oder schuppig gepanzert. Schädel diapsid, die Wangenbrücke bisweilen verkümmert. Gaumen pterygopalatin. Condylus einfach basioccipital. Schultergürtel mehrteilig, meist mit Claviculis und Interclavicula (Episternum). Becken primär an 2 Wirbeln befestigt; seine Elemente gesondert. Im Mittelfuß dominieren Ulna und Fibula. Fußgelenk intertarsal. Zehenformel normal 2.3.4.5.4—3.

Die Gliederung der Klasse in die oben genannten Unterabteilungen scheint zunächst in einem Punkte noch bemerkenswerte Schwierigkeiten zu bieten, das ist die Stellung der Ichthyosaurier und Mesosaurier. Die ersteren sind so eigenartig spezialisiert, daß sie einen geschlossenen Typus für sich zu bilden scheinen. Anderseits ist die morphologische Bedeutung ihrer Jochbogenbildung noch unklar. Wir wissen nicht, ob ihre Wangenregion pseudosynapsid ist wie bei den Plesiosauriern und

Placodonten, oder ob sie mindestens epistatisch auf einen Urzustand zurückgreift, indem ein seitlicher unterer Durchbruch der Schläfenregion überhaupt noch nicht ausgebildet war. Jedenfalls scheinen die Ichthyosaurier auch in diesem Punkte mit den Mesosauriern zu harmonieren, und wenn wir diese als nächste Verwandte der Ichthyosaurier ansehen, so wird sich wohl bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse gegen eine derartige Anordnung nicht viel sagen lassen. Eine ancestrale Beziehung zu den Nothosauriern als ältesten Enaliosauriern erscheint jedenfalls fraglicher als je, nachdem wir in Anarosaurus einen sehr primitiven Nothosaurier kennen gelernt haben. (Jaekel, Zool. Anz. 1910, S. 326, Fig. 1.) Ausgeschlossen erscheint auch nicht, daß sich die Ichthyosaurier von dinocephalen Paratherien abzweigten. Um dieser Frage aber näher zu treten, müssen wir vorerst weitere Kenntnisse über die Organisation jener noch wenig aufgeklärten Dinocephalen abwarten.

Schwierig ist auch ferner die Frage einer stufenweisen Gruppierung aller Ordnungen, weil wir dabei neue Wege der Anordnung einschlagen müssen. Zunächst sind wir wohl alle darüber einig, daß die Dinosaurier die höchste Stufe der normalen Reptilentwicklung darstellen, und daß die Pterosaurier sich von dort als spezialisierte Typen seitwärts abzweigten. Ebenso dürften wir darüber einig sein, daß als ältere Stufe typischer Reptilorganisation stammesgeschichtlich nur die Formen um Palaeohatteria und Protorosaurus in Betracht kommen können. Damit sind wenigstens zwei Etappen der Hauptentwicklung, festgelegt. Wir werden auch darüber nicht im Zweifel sein, daß Formenkreise wie die Rhynchosauri, Enaliosauri, Champsosauri Ordnungen sind, die sich seitwärts von der Hauptrichtung abgezweigt haben. Auch das ist klargestellt, daß die Eidechsen, Mosasaurier und Schlangen eine phyletische Einheit bilden, und daß in dieser die Mosasaurier und Schlangen die aberranten, die Eidechsen die normaler entwickelten Typen sind. Aber nun entsteht die Frage, ob wir diese Eidechsen als Hauptordnung einreihen sollen, oder als aberrante Nebenordnung ansehen. Es scheint, daß es nicht zweifelhaft sein kann, daß auch ihre Urformen nicht zu den Dinosauriern übergeleitet haben, sondern daß deren Ausgangspunkt bei weniger spezialisierten Typen zu suchen ist. Schon die Rückbildung des unteren Wangenbogens verweist die Eidechsen und ihren ganzen Verwandtschaftskreis in eine Seitenrichtung. Ich glaubte aber bei der nun getroffenen Anordnung in drei Stufen als Unterklassen, von einer gleichwertigen Behandlung dieses Formenkreises als Unterklasse absehen zu müssen und habe sie als Nebenordnung Lyognathi den „Holosauria“ untergeordnet. Schwierigkeiten bereiteten auch die sogenannten Rhynchocephalen, deren Hauptvertreter die Sphenodonten und die Rhynchosaurier sind. Während die letzteren als

selbständige Nebenordnung aufgefaßt sind, habe ich die Sphenodonten als Unterordnung den Protorosauriern eingereiht.

Eine schwer zu präzisierende Stellung nehmen die Procolophonii, die Mesosauri und die Ichthyosauri in einer solchen Stufenreihe ein. Ihre Schädelbildung, speziell der Mangel eines unteren Schläfen- oder Wangendurchbruchs scheint sie aus dem Kreise der Reptilien in deren neuer Fassung auszuschließen, und doch gehören sie ihrer ganzen Organisation nach unverkennbar hierher. Mir scheint nun, daß der Mangel eines unteren Schädeldurchbruches bei ihnen auf Urzustände zurückreicht, in denen diese Durchbrüche noch nicht ganz fertig waren, in denen sich zunächst der obere Durchbruch gebildet hatte, aber die Wangenregion noch geschlossen blieb. Wenn wir nun unverkennbare Stammformen der Reptilien wie Gephyrostegus schon in deren Kreis als Vorformen aufnehmen, würde uns damit eine Vorstufe oder erste Stufe der Reptilienentwicklung gegeben sein, an die wir in Seitenrichtungen die Procolophonii, Mesosauri und Ichthyosauri anschließen, und von der wir in der Hauptrichtung der Reptilienentwicklung die Protorosauri als zweite Stufe ableiten können. Das ergibt folgende Gruppierung der Ordnungen:

I. Stufe (Vorstufe) Archaeosauria als Unterklasse.

Hauptordnungen:	Nebenordnungen:
I. Gephyrostegi	Iα Procolophonii
	Iβ Mesosauri
	Iγ Ichthyosauri

II. Stufe Holosauria als II. Unterklasse.

II. Protorosauri	IIα Rhynchocephali
	IIβ Enaliosauri
	IIγ Champsosauri
	IIδ Lyognathi

III. Stufe als Hyperosauria als III. Unterklasse.

III. Dinosauri	IIIα Crocodili
	IIIβ Aetosauri
	IIIγ Pterosauri

I. Stufe als Unterklasse **Archaeosauria.**

Niedrig organisierte Reptilien mit den primitiven Merkmalen der Klasse: allen primären Schädelknochen, einem Hinterhauptscondylus, pterygopalatinen Gaumen, Ausbildung freier Rippen in der ganzen Hals- und Rumpfregion, Ausbildung von Bauchrippen, mit Claviculis und

Tförmiger Interclavicula, 2 Sacralwirbeln, mit der Phalangenformel 2.3.4.5.4, die allerdings wie auch sonst bei vorgeschrittener Anpassung an das Wasserleben überschritten wird. Wirbel diplocöl. Schwanz lang. Noch nicht fertig ausgebildet ist die Brückenbildung in der Schläfenregion und die Ausbildung zweier Schläfendurchbrüche.

Eine präzise Abgrenzung einer solchen Vor- und Durchgangsstufe läßt sich natürlich nicht gewinnen. Die normale Übergangsreihe muß Formen umfassen, die zwischen den Miosauriern, den typischen Reptilien (Holosauria) und den ältesten Paratherien eine vermittelnde Stellung einnehmen. Eine solche Position wurde bisher den Cotylosauriern zugeschrieben, die einst von Edward Cope aufgestellt wurden, und denen der Verwandtschaftskreis des südafrikanischen Pareiasaurus zugerechnet wurde, für den Seeley auch den Namen Pareiasauria aufstellte. Wie bei Besprechung der Miosauria begründet wurde, scheint es angebracht, daß man diesen die Copeschen Cotylosauria einordnet. Sie enthielten in den Datheosauriern Formen, die dem Anfang der Reptilien-Entwicklung sehr nahe rücken, andere, die sich nach keiner dieser beiden Richtungen festgelegt haben. Da nun solche Übergangs- und Zwischenformen in dem einen Merkmal mehr nach dieser, in dem andern mehr nach jener Seite inklinieren, so wird natürlich über die genaue Stellung der einzelnen Form kaum eine volle Einigung zu erzielen sein. Der Charakter der Zwischenform kommt durch solche Kontroverse nur noch klarer zum Ausdruck.

Als Formen der Hauptreihe werden wir solche auffassen, in denen die Organisation sich in der Richtung der Reptilien spezialisierte, aber nach keiner Seitenrichtung auffallend abwich. Das ist anscheinend der Fall bei einer Anzahl von permischen Typen, bei denen temporale Schädeldurchbrüche entstehen, aber noch keine feste Form erlangt haben, ja sogar nach Case auf den beiden Seiten eines Schädels verschieden sein können. Leider sind diese noch nicht genügend aufgeklärt, um hier eine klare systematische Stellung zu finden. Solchen Typen werden andere als Nebenordnungen angeschlossen, nämlich die Procolophonii Südafrikas und die aquatischen Typen der Mesosaurier und der Ichthyosaurier.

I. Hauptordnung **Gephyrostegi.**

Im Schädel sind zwar noch alle Elemente des sogenannten Stegocephalen-Typus vorhanden, aber der Schädel hat nicht nur die höhere Form und leichtere Struktur des Reptilschädels angenommen, sondern verstärkt sich auch in der Richtung der späteren Jochbögen und verdünnt die temporalen Zwischenregionen bis zum teilweisen Durchbruch. Bei Gephyrostegus selbst sind diese Stellen nur verdünnt oder entbehren

der Skulptur (Fig. 150) und kennzeichnen dadurch die Stellen der späteren Durchbrüche. Stammesgeschichtlich sind solche Ausgangsformen wie der in Fig. 150 abgebildete Gephyrostegus den Reptilien zuzurechnen, systematisch könnte man sie wegen ihres Schädelbaues noch den Miosauriern zuzählen.

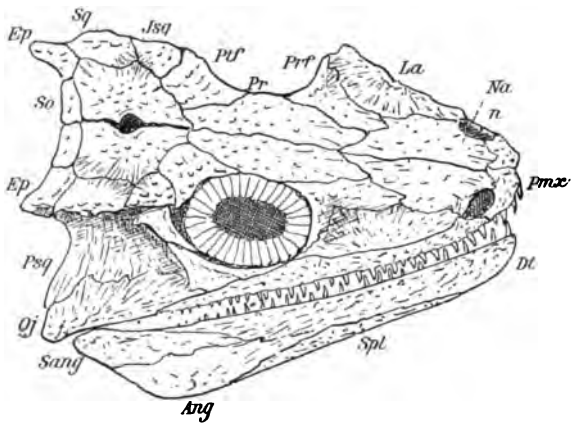


Fig. 150. Seitenansicht eines schief zusammengedrückten Schädels von Gephyrostegus bohemicus Jkl. aus dem obersten Karbon von Nürschan in Böhmen. $^2/_3$ nat. Größe. (Nach Jaekel.)

Bei anderen permischen Formen scheinen wie gesagt echte Durchbrüche erfolgt zu sein, aber noch keine morphologische und erbliche Konstanz erlangt zu haben. Vermutlich werden uns die Untersuchungen von Case hier bald neue Formen näher kennen lernen.

Iα Nebenordnung **Procolophonii** Seeley.

Kleine vierfüßige Landtiere mit kurzem, hinten verbreitertem Schädel, der noch alle primären Schädelelemente und die seitlichen Schädelecken der Occipitalregion und ein großes Scheitelloch (Epidyse) enthält. Die Nasen liegen weit vorn, die Augenhöhlen sind sehr groß und nach hinten ausgedehnt, so daß hinter ihnen nur ein kleines Schläfenloch Platz findet, das offenbar zusammengedrängt ist. Gaumenfläche mit vielen Durchbrüchen. Pterygoidea ziemlich groß aber nicht in der Fläche verbreitet, Vomera, Transversa und Parasphenoid wohl ausgebildet. Vomer und Pterygoid mit kleinen Zähnen besetzt; größere komprimierte auf dem äußeren Kieferrand. Coracoid und Procoracoid getrennt. Claviculae und lange Interclavicula, Pubis mit Foramen obturatorium. Zehenformel typisch 2 . 3 . 4 . 5 . 4. Handwurzel mit zwei Centralien, Pisiforme und 4 distalen Carpalien. Fußwurzel primitiv mit 4 distalen Tarsalien. Wirbel diplocöl und durchbohrt von der Chorda.

Interzentra im Hals und vorderen Schwanz. Die genauere von Broom zu erwartende Beschreibung des einzigen Typus Procolophon trigoniceps Owen aus dem Perm von Südafrika steht noch aus.

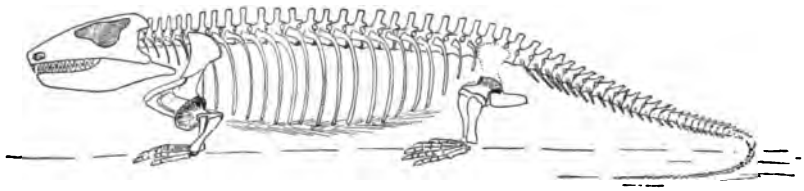


Fig. 151. Koiloskiosaurus coburgiensis v. Huene, ein Procolophonier aus dem mittleren Buntsandstein von Koburg. Rekonstruktion $^1/_3$. (Nach F. v. Huene.)

I β Nebenordnung **Mesosauri** (Proganosauri Baur).

Die Mesosaurier (Mesosaurus und Stereosternum) sind leider im Schädelbau noch nicht genügend aufgeklärt, aber nach allem, was uns

Fig. 152. Mesosaurus brasiliensis McGregor. Oberes Perm von Süd-Brasilien. $^1/_3$. Restauration von McGregor.

vom Skelett vorliegt, scheinen sie eine ancestrale Stellung sowohl den Ichthyosauriern wie den Nothosauriern gegenüber einzunehmen. Daß ihre Abkunft von Palaeohatteria-artigen Formen so direkt anzunehmen ist, wie dies gewöhnlich geschieht, ist mir zweifelhaft; im Schädelbau entfernen sich beide Formen sicher ziemlich weit voneinander, und es erscheint im besonderen fraglich, ob bei den Mesosauriern überhaupt schon ein unterer Schläfen- oder „Wangen"-Durchbruch ausgebildet war. Es sind:

Langgestreckte vierfüßige Schwimmformen mit langem zugespitztem, scharf bezahntem Kopf, mit rückwärts gerückten Nasen, großen Augen und oberen Schläfengruben. Ob Wangengruben vorhanden waren, ist fraglich. Zähne lang, zugespitzt, schwach gekrümmt, in Alveolen befestigt. Schulter und Beckengürtel ventral flächig ausgebreitet. Humerus oben schlank, unten verbreitert mit Foramen ulnare. Vordere Fußwurzel mit 3 proximalen, 4 distalen, Hinterfuß mit 2 proximalen, 5 distalen Knochen. Zehenformel 2 . 3 . 4 . 5 . 4. Wirbel verdickt, diplocöl. Rippen dick einköpfig. Schwanz lang im vorderem Teil mit langen Querfortsätzen, im mittleren Teil gebrochen mit langen unteren Bögen und Dornfortsätzen. Dünne Bauchrippen sind vorhanden. Die Ordnung beruht auf zwei Formen; Stereosternum im oberen Perm von Südbrasilien und Mesosaurus in gleichartigen Schichten Südafrikas und Südamerikas.

Iγ Nebenordnung **Ichthyosauri** Blainville (Ichthyopterygia Owen).

Die Ichthyosauri sind durch Verlängerung ihrer Schnauze, die Vergrößerung ihrer Augen, die Verkürzung ihres Halses und ihrer Wirbel und die Flossenform ihrer Füße ausgezeichnet, in denen sie starke Hyperphalangie und teilweise Hyperdactylie bis zu zehn Zehen erreicht haben. Zu ihrer allmählichen Anpassung an die Fischform gehört die

Fig. 153. Rekonstruktion der äußeren Form von Ichthyosaurus. (Nach Jaekel.)

Reduktion der hinteren Gliedmaßen und des Beckens, die Ausbildung einer hypocerken Schwanzflosse und einer Dorsalflosse. Innerhalb dieses Formenkreises, der in der Trias mit indifferenteren Formen einsetzt und mit zahnlosen Riesenformen in Malm- und Kreideschichten ausläuft, machen sich zwei besonders auffallende divergente Entwicklungsrich-

tungen geltend, indem die einen ihre Brustflossen unter sehr starker Hyperphalangie in die Länge ausdehnen und unter Reduktion der Zehenzahl verschmälern, die andern ihre Brustflossen kurz und breit formen und bis fünf überzählige Finger produzieren. Eine befriedigende Gliederung dieses enggeschlossenen, aber formenreichen Typus hat sich noch nicht durchführen lassen.

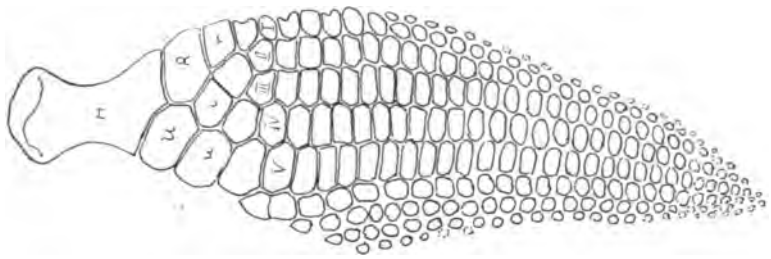


Fig. 154. Rechter Arm von Ichthyosaurus communis Con. var. hyperdactyla m. Unterer Lias von Lyme Regis, Engl. (Nach einem Exemplar des Stuttgarter Museums.)

II. Stufe als Unterklasse **Holosauria.**

Die Reptilcharaktere sind hier voll ausgeprägt, die beiden Schädeldurchbrüche, die bei der älteren Stufe noch z. T. fehlten, sind hier ausgebildet und bei einigen aberranten Typen (Enaliosauri, Lepidosauri) ist der untere Bogen wieder rückgebildet. Wird dann bei stärkerer Kaufunktion der übrig gebliebene obere stark angespannt und verdickt, so erscheint er wie der einfache „synapside" Jochbogen der Paratherien, ist aber seiner Genese nach „pseudosynapsid". Die Abweichungen von der Hauptrichtung erfolgen einerseits durch Anpassungen an das Wasserleben, andererseits aber auch durch die kriechende Lebensweise wie bei den Schlangen.

Definition: Kletter-, Lauf- oder Schwimmtiere meist mit normalen Füßen und mäßig langem Hals, langem Schwanz, mit einfach gebautem, vorn verjüngtem Kopf, mit mindestens einem oberen, meist aber zwei Schläfendurchbrüchen, einfach kegelförmigen, stephanodont, acrodont, selten bothrodont befestigten, z. T. noch in der Gaumenfläche verbreiteten Zähnen, einfachem Condylus occipitalis. Wirbelkörper zuerst diplocöl und amphicöl[1]), öfter Subzentren[2]) vorhanden. Ilium lang, in der Regel an 2 Sacralrippen befestigt. Rippen meist zweiköpfig, nur bei verschiedenen Wasserbewohnern vereinfacht. Interclavicula mit

[1]) „Diplocöl", vorn und hinten ausgehöhlt, „amphicöl" (Jkl.) im Umfang hohl, d. h. eingesenkt.

[2]) Die bald als Hypozentra, bald als Interzentra bezeichneten kleinen basalen Zwischenstücke, denen ich eine primäre Bedeutung abspreche.

Sternalprozeß. Dünne stabförmige Gastralia[1]) vorhanden. Humerus mit Foramen ulnare[2]). Zwei proximale Carpalia und Tarsalia. Normale Phalangenzahl 2.3.4.5.4.

Perm bis jetzt. Zumeist in der nördlichen Hemisphäre.

1. Hauptordnung **Protorosauri** Seeley.

Definition: Bäume oder Felsen bewohnende Klettertiere von Katzen- oder Hundegröße mit langen Halswirbeln und langem Schwanz. Wirbel tief diplocöl. Subzentralia vorhanden. Zähne schlank, bothrodont, nicht auf die Kieferränder beschränkt. Humerus proximal und distal sehr verbreitert. Zehenzahl normal. 2 Sacralwirbel. Palaeohatteria Credn. im unteren Perm bei Dresden. Haptodus Gaudry von

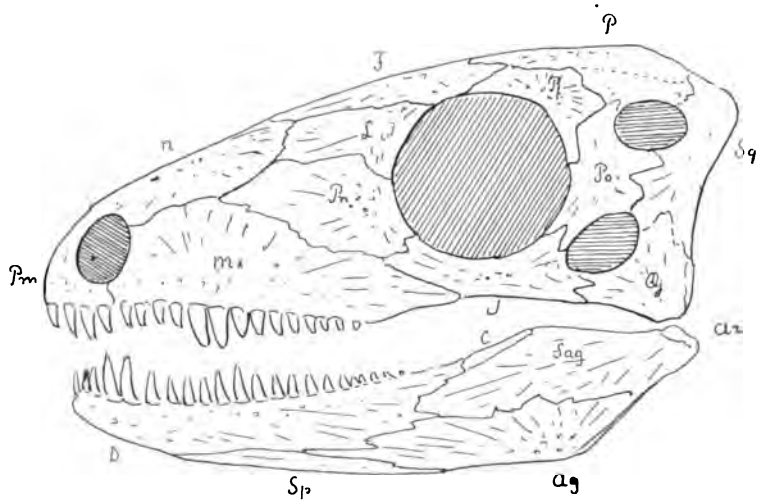


Fig. 155. Schädel von Palaeohatteria longicaudata Cred aus dem mittleren Rotliegenden (mittl. Perm) von Niederhäßlich bei Dresden (neue Rekonstruktion in nat. Größe auf Grund des Originalmateriales).
Pm Praemaxillen, *Mx* Maxillen, *N* Nasalia, *F* Frontalia, *P* Parietalia, *L* Lacrymalia, *Pn* Postnasale, *Pf* Postfrontalia, *Po* Postorbitalia, *S* Squamosa, *J* Jugalia, *Qj* Quadratojugalia, *D* Dentale, *Sp* Spleniale, *C* Complementare, *Sag* Supraangulare, *Ag* Angulare, *Ar* Articulare.

Autun, Kadaliosaurius Crd. in oberen Lagen des unteren Perm bei Dresden, Protorosaurus H. v. M. im oberen Perm sind Vertreter dieses Formenkreises, der leider noch insofern mangelhaft bekannt ist, als der Schädel dieser Formen noch nicht in allen Teilen klargestellt ist. Dadurch, daß mir Herr Geheimrat Prof. Dr. H. Credner sein kostbares

[1]) Gastralia von Voeltzkow für die sogenannten Bauchrippen vorgeschlagen.
[2]) Foramen „ulnare" für F. entepicondyloideum.

Material sächsischer Paläohatterien zur erneuten Untersuchung gütigst anvertraut hat, konnte ich wenigstens eine kleine Verbesserung der Darstellung des Schädels von Palaeohatteria bringen (Fig. 155).

Die Protosauri als primitivste und einfachste Archaeosauria gingen wahrscheinlich ohne scharfe Grenze aus Miosauriern wie Gephyrostegus

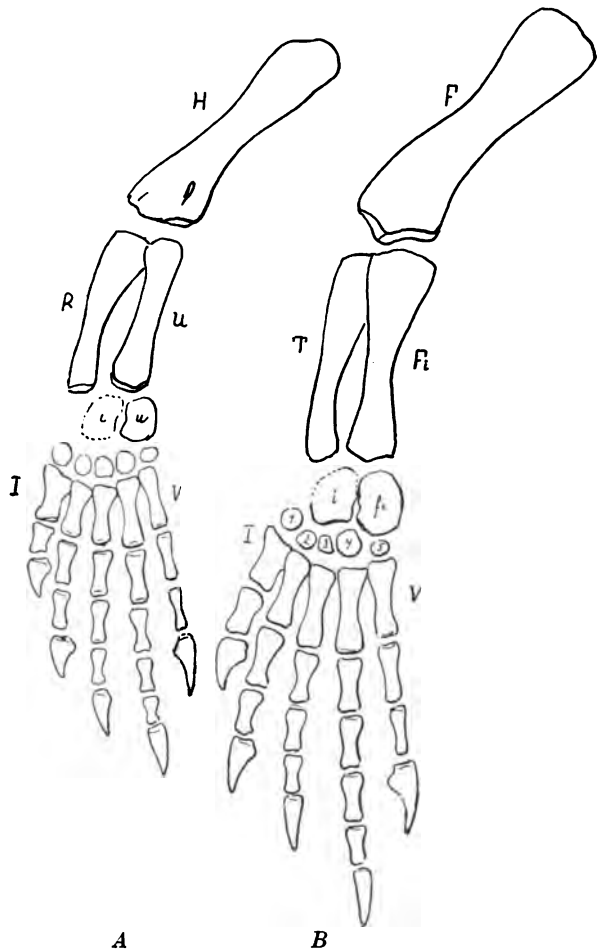


Fig. 156. Gliedmaßenskelett von Palaeohatteria longicaudata Cred. *A* Vorder-, *B* Hinterfuß. (Nach Jaekel.)

hervor, bei dem an der Stelle der Schläfen- und Wangengruben wohl Verdünnungen, aber noch keine Durchbrüche der Schädelwand vorhanden waren.

Am Anfang der Ordnung steht Palaeohatteria aus dem unteren Perm, der in jeder Beziehung den Typus eines normalen, aber noch sehr primitiven Reptilis darbietet. Der Schädel ist ziemlich hoch. 2 Schädel-

durchbrüche sind vorhanden, aber der untere noch sehr klein und im Verhältnis zu den ihn umrahmenden Knochen noch nicht ganz reguliert.

An Palaeohatteria schlossen sich andere Formen, wie Kadaliosaurus, Aphelosaurus, Protorosaurus im oberen Perm, der größer, in seiner Skelettierung wesentlich fortgeschritten und besonders in seinem Halse viel beweglicher geworden ist. Von derartigen Formen des obersten Paläozoikum sind wahrscheinlich die meisten jüngeren Reptiltypen ausgegangen, so auch die

Unterordnung Naosauri (Pelycosauria Cope).

Die Naosauri, die von Edw. Cope zuerst unter dem Namen Pelycosauria mit den Theriodontiern und damit den Paratherien in nächste Beziehung gebracht wurden, haben sich mehr und mehr als unmittelbare Verwandte der ältesten Protorosauri, speziell von Formen wie Palaeohatteria erwiesen, mit der sie auch räumlich und zeitlich zusammen auftreten. Sie haben sich offenbar durch einseitige Spezialisierung ihrer

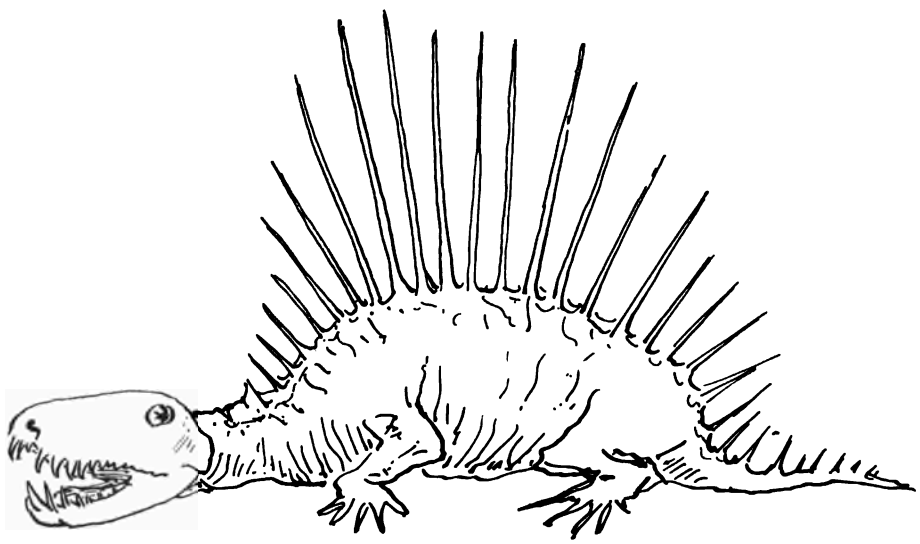


Fig. 157. Dimetrodon Cope. Perm von Texas. (Umrißfigur nach Jaekel.)

Gebißform und ihrer Rückenstacheln seitwärts abgezweigt, aber meines Erachtens nicht so weit, daß wir sie nicht als Unterordnung bei den Protorosauriern halten könnten. Formen wie die Poliosauriden, speziell Theropleura stehen Palaeohatteria noch so nahe, daß man sie deren Familie angliedern könnte. Die Spezialisierung des Gebisses und der Dornfortsätze bleibt dann für die übrigen Naosauri charakteristisch. Das klärt die Definition dieses Formenkreises. Es sind stark an-

wachsende vierfüßige Protorosaurier mit stark verlängerten aus dem Rücken spitz vortretenden Dornfortsätzen der Rumpfregion und stark vergrößerten säbelförmigen Hauzähnen im vorderen Teil der Maxille, der sich nach unten ausbiegt. Der Schwanz und Hals verkürzt sich in dem Maße ihrer Spezialisierung.

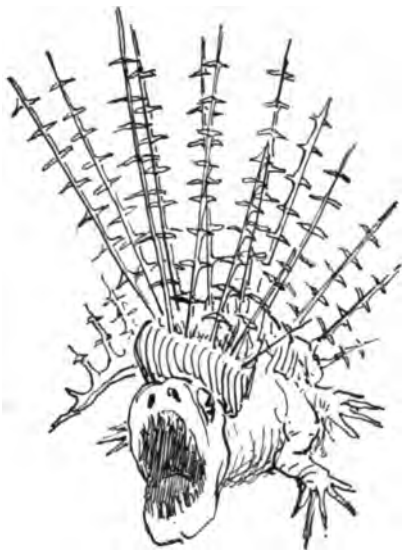


Fig. 158. Naosaurus Credneri Jkl. mittl. Rotliegendes. Niederhäßlich bei Dresden. Rekonstruktion. (Nach Jaekel.)

Die Rückendornen wurden früher so dargestellt, als ob sie durch eine Haut bis zum Ende verbunden waren. Dann hätten sie aber dem Organismus keinen Nutzen gewährt und ihn nur ungeheuer belastet und in seiner Beweglichkeit behindert. Daher scheinen mir obige Rekonstruktionen, in denen diese Stacheln als Schutzwehr frei herausragen, dem Charakter ihrer Spezialisierung besser gerecht zu werden.

Unterordnung Sphenodonti.

Stephanodont bezahnte Rhynchocephalen, die als Landtiere Kletterfüße besitzen, oder im Wasser zu Krokodil- oder Proteusähnlichen Schwimmformen umgebildet sind. Schädel hoch gewölbt, zierlich gebaut, mit Zähnen auf den Gaumenknochen und einreihiger Bezahnung der Kieferränder. Hierhin gehören der triadische Polysphenodon mit bezahnten Pterygoiden, die Homoeosauriden des Jura, die Proteus- und Sauranodontenartigen jurassischen Anguisauriden mit ihrem langen komprimierten Hinterleib und rudimentären, weit nach vorn gerückten Gliedmaßen, und der lebende Sphenodon von Neu-Seland.

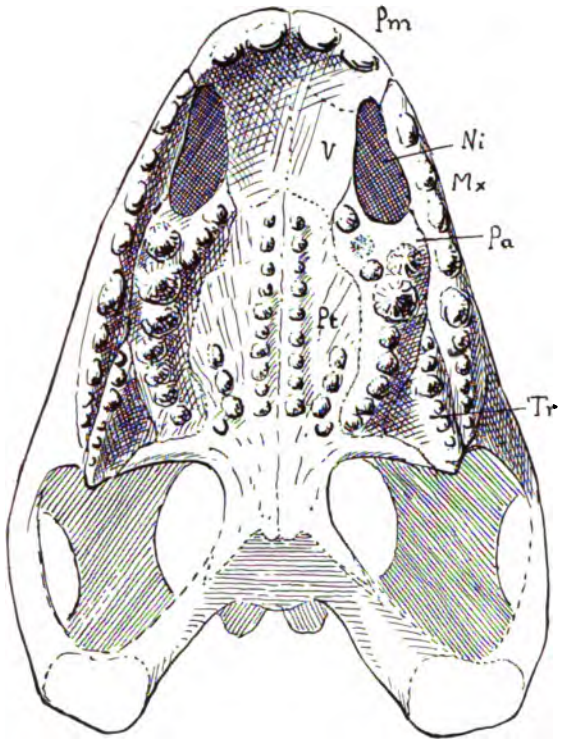


Fig. 159. Gaumenfläche des Schädels von Polysphenodon Mülleri Jaekel. Mittl. Keuper von Fallersleben. Hannover. $^4/_1$.

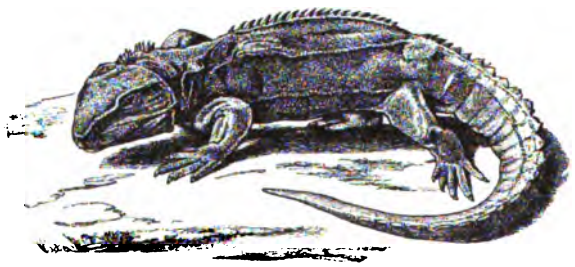


Fig. 160. Sphenodon punctatum lebend in Neu-Seeland. (Nach Haacke.)

IIα Nebenordnung **Rhynchosauri** Osborn.

Mittelgroße schwerfällige Vierfüßler mit kurzen Gliedmaßen, diplocölen Wirbeln, deren kräftig verknöcherter Schädel zum Kauen von Muscheln aptiert ist. Die Kieferränder sind zahnlos, die Prämaxillen und die vordersten Teile des Unterkiefers schnabelartig verlängert, wahrscheinlich mit Hornschnabel. Pterygoidea, wahrscheinlich auch Palatina mit dicht gedrängten acrodonten Höckerzähnen gepflastert. Nasen

vorn. Augenhöhlen in der vorderen Hälfte des Schädels. Schläfengruben groß, Wangengruben klein; wahrscheinlich auch hintere Durchbrüche vorhanden. Rhynchosaurus und Hyperodapedon. Beide in der unteren Trias von England, letztere auch aus Indien.

IIβ Nebenordnung **Champsosauri** (Choristodera Cope).

Krokodilförmige Wasserbewohner, mit lang zugespitztem Schädel, vorngelegenen Nasenlöchern, normal entwickelten Schläfen und Wangenbögen und je zwei Durchbrüchen jederseits. Zähne acrodont, spitz, kegelförmig, innen gefaltet, Unterkiefer ohne Coronoidprozeß. Einige Interzentra an den Halswirbel und der Axis. 26 präsacrale Wirbel, 2 sacrale, Schwanz lang. Rippen vorne am Hals zweiköpfig, danach einköpfig, sehr massiv. Schultergürtel mit breiten, durchbohrten Coracoiden, großen Claviculis und gestielter Interclavicula. Ilia klein. Pubis und Ischia ausgebreitet. Humerus distal ausgebreitet, mäßig lang mit Incisura radialis. Zehenformel normal. 2 Gattungen: Champsosaurus, obere Kreide Amerikas, Simoedosaurus, unterstes Tertiär Belgiens.

IIγ Nebenordnung **Sauropterygii** Owen.

Marine Schwimmformen, mit langem Hals, flossenartigen Füßen, schmalem, flachem Kopf mit verlängerter Schnauze, zurückgeschobenen Nasen, mäßig kleinen Augen, in der Regel mit großen Schläfengruben und großer Epidyse, Wangenbogen verkümmert, Postorbitalbogen bisweilen sehr gekräftigt. In dem pterygopalatinen Gaumen sind die Pterygoidea sehr ausgebreitet und unbezahnt. Transversa (Ectopterygoidea) vorhanden. Zähne einfach, mit rundem Querschnitt und Längsleisten. Schulter und Beckengürtel in der Ventralfläche sehr ausgebreitet. Scapulare und Ilium klein. Humerus mit rückgebildetem Foramen ulnare. Wirbel massiv, Rippen vorn zweiköpfig, im Rumpf einköpfig. Interzentra fehlen. Hierher gehören die Nothosauriden der Trias und die Plesiosauriden des Jura und der Kreideformation.

Unterordnung Nothosauri m.

Schlanke Wasserbewohner mit kleinen zum Schwimmen wenig veränderten Gliedmaßen, mit ziemlich schlankem Humerus und Femur, langem Hals mit zirka 20 Wirbeln, und mäßig langem Schwanz. Gaumen unbezahnt mit median zusammenstoßenden Pterygoiden, vorn getrennt gelegenen Choanen und breiten Transversa. Schläfenbrücke dünn, vom Wangenbogen nur ein maxillarer Zipfel erhalten. Das Hinterhaupt fällt hinter einer parietalen Querleiste ab, die Paroccipitalia (Epiotica)

gesondert von den Exoccipitalien. Wirbel kompakt schwach amphicöl, Rippen einköpfig, Gastralia zahlreich, stabförmig, ihre Mittelreihe winklig gebogen. Schultergürtel nur ventral ausgedehnt, und dort in einen vorderen clavicularen und einen hinteren coracoidalen Bogen zerlegt, ebenso im Becken ein pubicaler und ischialer Bogen gebildet. In der Trias Deutschlands und der Alpen verbreitet.

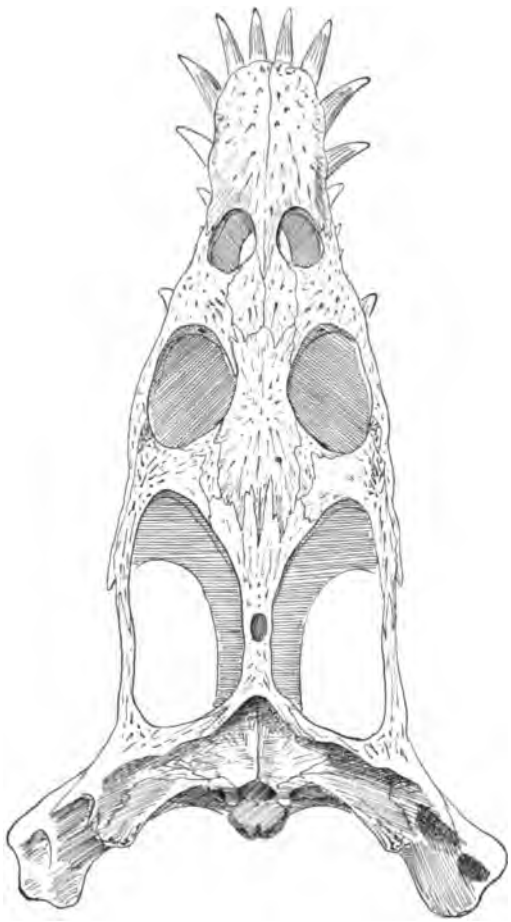


Fig. 161. Oberseite des Schädels von Nothosaurus (Cymatosaurus) cf. friedericianus v. Fritsch. Unterer Muschelkalk, Mühlhausen, Thüringen. $^2/_3$.

Hierher gehören die Anarosauridae mit kleinem Schläfendurchbruch, die Simosauridae mit breitem Schädel (Fig. 162), die Nothosauridae (Fig. 161) mit langen Schläfendurchbrüchen und die Pistosauridae mit schmal verjüngter Schnauzenregion.

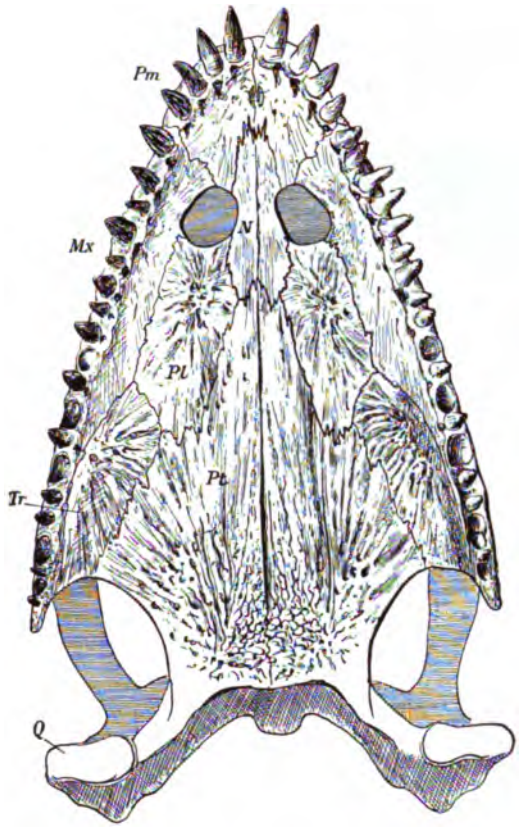


Fig. 162. Gaumenfläche von Simosaurus guilelmi. Oberer Muschelkalk, Württemberg. $^1/_2$. (Nach Jaekel.)

2. Unterordnung Plesiosauri.

Große strandbewohnende Meerestiere mit großen zu Flossen umgeformten Gliedmaßen, kurzem Rumpf und Schwanz. Schädel mit großen, schlanken Raubzähnen und kräftigem Schläfenbogen. Schulter- und

Fig. 163. Restauration eines jurassischen Plesiosaurus mit kleinem Kopf und langem Hals in liegender Stellung. (Nach Jaekel.)

Beckengerüst ventral, in der Fläche sehr ausgebreitet, Gastralia stabförmig, mehrreihig ohne winklig gebogene Mittelreihe. In Trias, Jura und Kreide weit verbreitet.

Fig. 164. Thaumatosaurus victor E. Fraas. Oberer Lias; Holzmaden, Württ. Bauchseite. (Nach Fraas.)

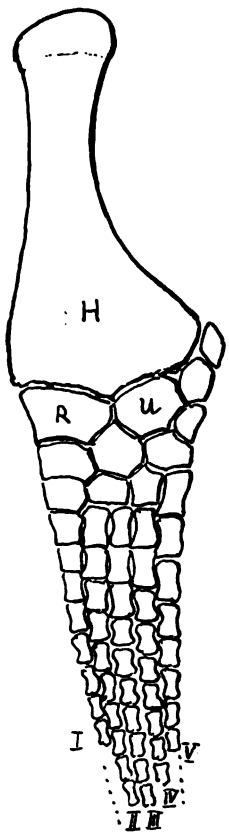


Fig. 165. Armskelett von Polycotylus latipinnis Cope eines Plesiosauriers der nordamerikanischen Kreide. (Nach Williston.)

IIδ Nebenordnung **Placodonti** v. Meyer.

Marine Muschelfresser, deren Gebiß und Schädel der Muschelnahrung angepaßt ist, mit großen breiten Kauzähnen auf den vereinigten Palatinen. Choanen vor den Palatina in einer Grube vereinigt. Jochbogen kräftig. Unterkiefer mit großem Kronfortsatz. Rumpf mit

dorsalem Buckelpanzer, Bauchrippen dick verwachsen. Die sehr eigenartigen Formen, Placodus, Cyamodus und Placochelys, sind mit den Nothosauriern eng verwandt, aber ganz einseitig spezialisiert. Mit ihrem Panzer und ganzem Habitus erinnern sie äußerlich an den Schildkrötentypus der Dermochelyden.

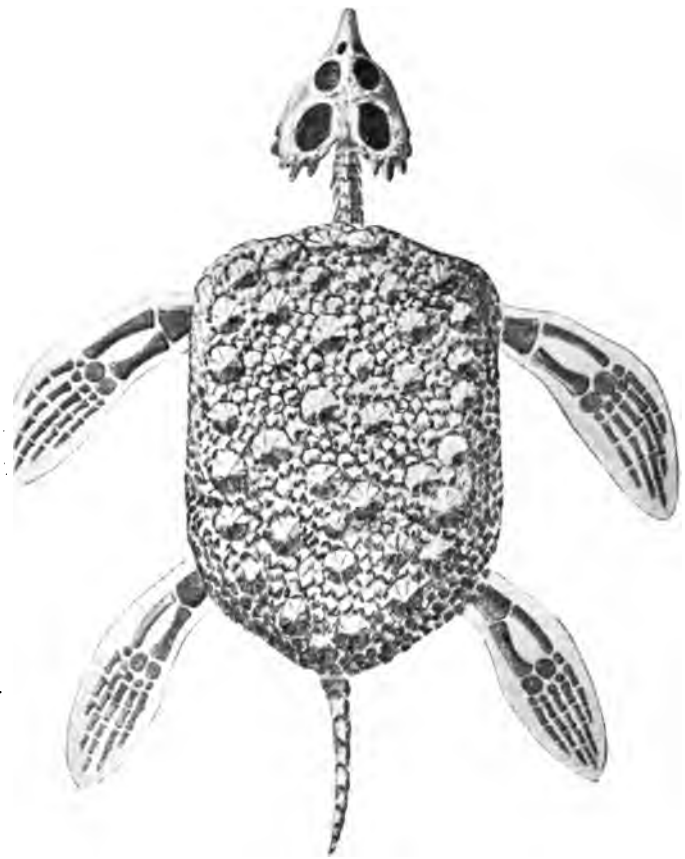


Fig. 166. Rekonstruiertes Skelett von Placochelys placodonta Jkl. Obere Trias. Vesprem, Ungarn. $^1/_8$. (Nach Jaekel.)

Durch die kräftige Panzerung des Rückens und der Bauchseite erinnert Placochelys an die lebende Dermochelys. Innerhalb der Ordnung konzentriert sich die Bezahnung auf den Palatina und verkümmert auf den Prämaxillen und dem vorderen Teil des Unterkiefers. Auch die maxilläre Zahnreihe erfährt eine Reduktion von 5 auf 3 Zähne. Placodus und Cyamodus im germanischen Muschelkalk, Placochelys im Keuper Ungarns.

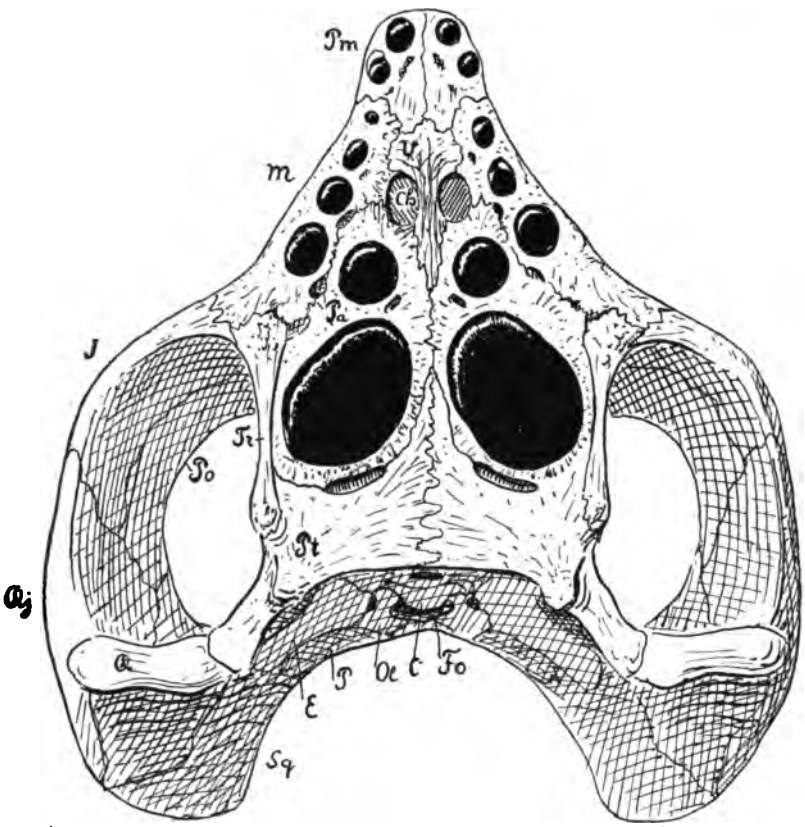


Fig. 167. Gaumenfläche des Schädels von Cyamodus tarnovitzensis Gür. mit großen, schwarzen Kauzähnen. Mittl. Trias (unt. Muschelkalk), Oberschlesien. $^2/_3$. (Nach Jaekel.)

IIε Nebenordnung **Lyognathi** Jaekel (Squamata, Lepidosauria, Streptostylica).

Die engen Beziehungen der hier zusammengefaßten Formen Lacerti (Eidechsen), Ophidii (Schlangen) und Mosasauri (Pythonomorpha Cope) sind seit längerer Zeit festgestellt und allgemein anerkannt. Das auffälligste gemeinsame Kennzeichen der lebenden Formen, die Beschuppung ist an fossilen kaum zu kontrollieren und nicht ausschließlich für diesen Kreis typisch. Morphologisch wichtiger ist aber die allen gemeinsame Lockerung des Kiefergelenkes durch gelenkige Ablösung des Kieferstieles (Squamosum, Quadratum) von der Schädelkapsel. Danach hatte ich diese von Fürbringer mit dem sprachlich recht schweren Namen Streptostylica bezeichneten Formenkreise als „Lyognatha“ zusammengefaßt.

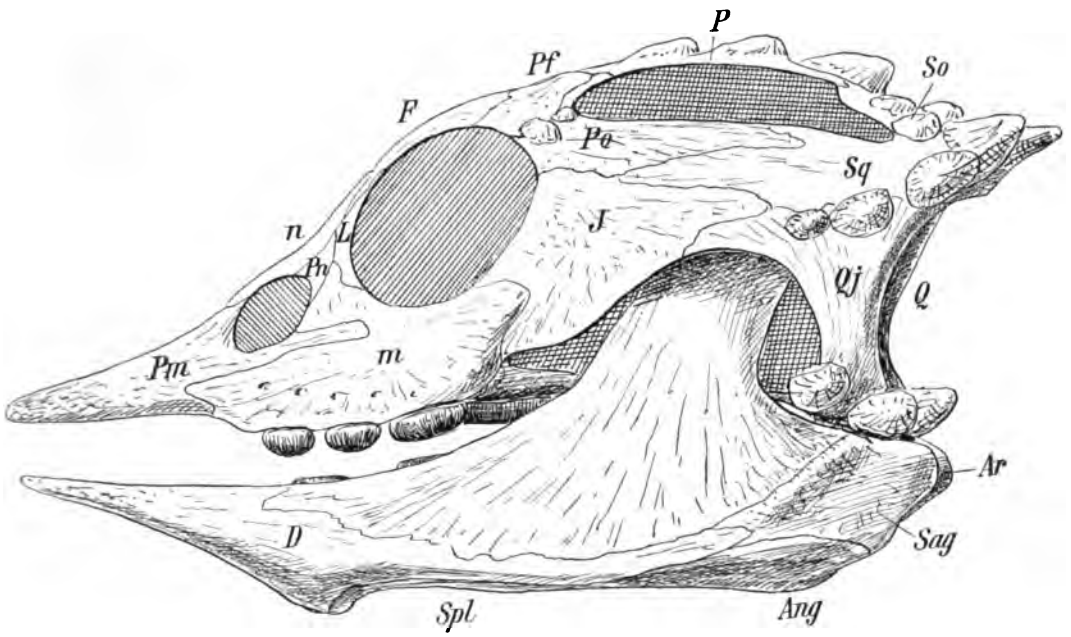


Fig. 168. Schädel von *Placochelys placodonta* Jkl. in Seitenansicht. Unterer Keuper von Vesprem, Ungarn. $^1/_2$ nat. Größe. *Pm*, Prämaxillare; *M*, Maxillare; *Pn*, Postnasale; *L*, Lacrymale; *Pf*, Postfrontale; *Po*, Postorbitale; *P*, Parietale; *So*, Supraoccipitale; *Sq*, Squamosum; *Qj*, Quadrato-jugale; *Q*, Quadratum; *J*, Jugale; *D*, Dentale; *Spl*, Spleniale, darüber das Complementare als Kronfortsatz; *Ang*, Angulare; *Sag*, Supra angulare; *Ar*, Articulare.

Definition: Kleine bis große langgeschwänzte Kriech-, Kletter- oder Schwimmtiere mit vorn verjüngtem Kopf, kleinen vorn gelegenen Nasenlöchern, rückgebildeten Wangenbogen, beweglichem Kieferstiel, konischen, meist glatten, akrodonten, bothrodonten oder pleurodonten Zähnen, die nicht auf die Kieferränder beschränkt sind. Gaumenfläche sehr durchbrochen, die Pterygoidea durch die Palatina von den Vomera getrennt. Wirbel diplocöl oder procöl, mit Zygosphen und Zygantrum. Rippen einköpfig. Bei normaler Funktion der Extremitäten Schultergürtel mit wohlentwickelten Präcoracoidea und Scapularia, Füße normal ausgebildet, bei Mosasauriern zu Flossen umgebildet und mit überzähligen Zehen versehen, bei Ophidiern rückgebildet.

Die hierher gehörigen Ordnungen sind bekannt und bedürfen im Rahmen dieser Aufzählung keiner weiteren Erläuterung. Ihre Einteilung auf Grund der Zungenbildung, die bei den lebenden nahe liegt, ist gegenüber den fossilen undurchführbar.

Unterordnung Lacerti, Eidechsen.

Kleine, vierfüßige, krallentragende Klettertiere, mit kurzem Hals, langem Rumpf und walzenförmigem Schwanz, Kopf mäßig verlängert, ziemlich hoch gewölbt, oben mit Hautplatten bedeckt. Bezahnung auf die Kieferränder beschränkt, acrodont oder pleurodont.

Fig. 169. Körperform einer lebenden Eidechse, Lacerta.
(Nach einer Photographie.)

†Unterordnung Mosasauri (Pythonomorpha Cope).

Große marine Schwimmformen, deren Füße zu kurzen breiten fünfzehigen Flossen umgebildet sind. Schwanz zum Schwimmorgan komprimiert. Schädel mit großen thecodonten Zähnen, großer Epiphyse.

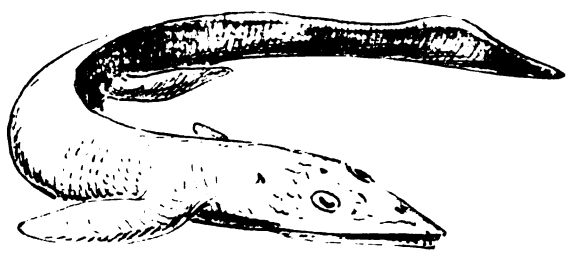


Fig. 170. Rekonstruktion eines Mosasauriers aus der oberen Kreide.
$^1/_{60}$. (Nach Jaekel.)

Ihre Stammformen sind varanidenartige Formen aus der unteren Kreide der Adriagebiete. Vorkommen in der Kreideformation Europas und Nordamerikas.

Fig. 171. Skelett von Tylosaurus aus der oberen Kreide von Kansas. (Nach Osborn.)

Unterordnung Ophidii, Schlangen.

Fußlose, walzenförmige Kriechtiere, ohne Schulter und Beckengerüst, mit sehr beweglichen Kieferknochen und stark bezahnten Vomera und Pterygoidea. Fossil seit der oberen Kreide. Jetzt sehr verbreitet z. T. im Wasser.

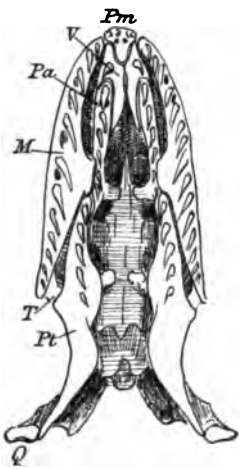


Fig. 172. Gaumenfläche des Schädels von Python.

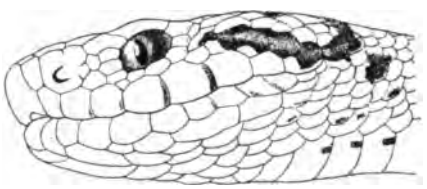


Fig. 173. Kopf einer lebenden Schlange Vipera ursinii Bonaparte, Ungarn. (Nach von Mehely.)

3. Stufe. † Unterklasse **Hyperosauria** Jaekel.

(Archosauria Cope z. T., Archosauria Fürbringer).

Die hier vereinigten Formenkreise sind bereits von Fürbringer zusammengefaßt und einheitlich benannt worden. Derselbe nahm wenig-

stens für die gleiche Einheit den Namen Archosauria auf, den Edw. Cope aber nicht nur für diese Formenkreise, sondern vor allem für die Neosauria oder Pelycosauria gegeben hatte. Von einer systematischen Verbindung dieser Formenkreise kann heute wohl keine Rede mehr sein. Damit fällt aber auch der so verbrauchte Name Archosauria. Für den hier zusammengefaßten engeren Formenkreis war eine neue Benennung deshalb schwierig, weil ihre Lebensweise und Organisation nach sehr verschiedenen Richtungen auseinander geht. Ein alle auszeichnendes auffälliges Merkmal, wie es die „Lyognatha" besitzen, ist bei ihnen anscheinend nicht vorhanden, oder wenigstens ist ein solches, vielleicht nur weil es im System bisher nicht benötigt wurde, noch nicht fest gestellt. So schien mir ein indifferenter Name wie „Hyperosauria" der beste Ausweg aus dieser Schwierigkeit. Das Hyper bedeutet einerseits einen Höhengrad der Ausbildung gegenüber den andern, was hier offenbar zutrifft und kann anderseits auch auf das ökologische Niveau bezogen werden, insofern diese Typen zumeist echte Landbewohner sind und ein Teil sogar zu Flugtieren geworden ist. Auch auf die z. T. riesige Größenentwicklung kann das „Hyper" bezogen werden.

Definition: Kleine bis riesengroße hochentwickelte Reptilien mit zwei wohlausgebildeten Jochbögen, und Epioticalecken, thecodonten oder pleurodonten Zähnen nur auf den Kieferrändern, rückwärts geschobenen Choanen, vorn oder weit zurückliegenden Nasenlöchern. Epidyse meist rückgebildet. Unterkiefer mit schwachem Kronfortsatz und meist mit großer Fenestra externa.

Wirbel lang, diplocöl oder procöl, stets an den Seiten verdünnt, mit den Processus transversi verwachsen. Rippen zweiköpfig, schlank. Gastralia öfters rückgebildet. Sacrum mit zwei oder einer größeren Zahl von Wirbeln verbunden. Die dorsal gerichteten Teile des Schulter- und Beckengürtels wohl entwickelt. Präcoracoid mit dem Coracoid verwachsen. Dermale Teile des Schultergürtels rückgebildet. Os pubis schlank, öfters mit Processus ischiaticus (Postpubis). Füße mit normalen Zehenzahlen. Trias bis jetzt.

Dieser Formenkreis nimmt vielleicht seinen Ausgangspunkt von permischen Formen wie Deuterosaurus und Rhopalodon. Es ist wahrscheinlich, daß der südafrikanische Erythrosuchus zu den primitiven Vertretern dieser Unterklasse gehört. Herr v. Huene hat für ihn kürzlich einen Ordnungsnamen aufgestellt, dem ich aber zunächst nur einen provisorischen Wert zumesse, da mir wichtige Punkte seiner Organisation noch nicht genügend geklärt erscheinen. In der Beckenbildung, die ich nach dem Londoner Exemplar gezeichnet habe (Fig. 174), muß man jedenfalls auf eine enge Verbindung mit den Dinosauriern schließen,

Fig. 174. Becken von Erythrosuchus africanus Broom. Trias Südafrika. $^1/_6$.

ebenso nach den Rumpfwirbeln. Sicher gehören hierher folgende Ordnungen:

Hauptordnung †**Dinosauri** Owen.

Ausgestorbene langhalsige, langgeschwänzte Landbewohner mit zwei typischen Jochbogen, vorderen kleineren, hinteren größeren Lauffüßen und langem Schwanz. Die Nasenlöcher getrennt im vorderen Teil der Schnauze.

Die Dinosaurier bilden eine natürliche, scharf umgrenzte Abteilung, die sich vermutlich in der untersten Trias von Proterosauriern abgezweigt hat, und ihrerseits durch die Belodonten mit den Krokodiliern und andererseits mit den Pterosauriern verwandt ist.

Die Gliederung der Dinosaurier war von Marsh in ganz richtige Wege geleitet worden, indem er die Theropoden, Sauropoden und Orthopoden als natürliche Abteilungen der Ordnung unterschied. Die Namen waren indessen nicht sehr gut gewählt, denn „Säugetierbeine", wie der Name besagt, haben die Theropoden nicht gehabt, sie konnten wohl wie die Känguruhs auf den Hinterbeinen hüpfen, aber das taten die Orthopoden ebenfalls, deren Benennung danach wenigstens für die Hinterbeine zutrifft; aber sauropod blieben alle drei Typen, insofern ihre Beine den Reptilhabitus im Prinzip bewahrten. höchstens z. T. vogelartig wurden. Auch die Bezeichnung Praedentata für die an der Schnauzenspitze gerade nicht bezahnten, sondern mit Hornschnäbeln versehenen Orthopoden

aus der Verwandtschaft der Iguanodonten war nicht sinngemäß. Indem Seeley dann 1887 die Dinosaurier auf Grund der Ausbildung ihres Os pubis in Saurischia und Ornithischia zerlegte, und unter ersteren die Theropoden und Sauropoden und unter letzteren die Orthopoden verstand, vertiefte er die systematische Gliederung, nur daß die Namen weder phonetisch noch sprachlich gut gebildet waren, und sachlich an das wenig charakteristische Ischium statt an das markante Pubis anknüpften. Ich habe daher unter Aufrechterhaltung der Seeleyschen Einteilung seine Gruppen in Praepubici und Postpubici umgetauft. Diese Namen sollten besagen, daß bei den ersteren das Pubis wesentlich nach vorn, bei den anderen auch nach hinten ausgedehnt ist. Nun hat aber Herr v. Huene die Meinung vertreten, daß das Pubis der Ornithischia in seinem rückwärts gewendeten Hauptteil dem ganzen Pubis der übrigen Saurier entspräche und also kein besonderes „Postpubis" sei. Diesen Einwand glaube ich in einer besonderen Studie über das Becken der Dinosaurier widerlegen zu können und halte deshalb an meinem Vorschlage fest, die beiden Hauptabteilungen der Dinosaurier als Praepubica und Postpubica zu bezeichnen. Der Ausdruck „Prae"pubici erscheint deshalb gerechtfertigt, weil sich das Pubis dieser Dinosaurier ganz ungewöhnlich weit nach vorn ausgedehnt hat. Besondere Elemente sollen weder mit dem „Prae"- noch mit dem „Post"-pubis gemeint sein, sondern nur starke Verlängerungen in den angedeuteten Richtungen. In beiden Abteilungen gehen die schwerfälligeren, also auch die übermäßig großen Formen wieder zu der schwerfälligen Gangart auf vier Beinen über. Eine hierauf gegründete Haupteinteilung war also nicht angebracht. Auch die Erhebung der Hinterfüße auf die Zehen hat nur sekundäre Bedeutung. Wir teilen also:

I. Unterordnung Praepubici Jkl. (= Saurischia Seeley).

Hüpfende oder kriechende Fleisch- oder Pflanzenfresser mit spitzen Einzelzähnen, mit vorwärts verlängerten Pubisknochen.

Diese Abteilung umfaßt nun einerseits die hüpfenden Raubdinosaurier mit säbelförmigen, fein gezähnelten Raffzähnen und kräftigen Krallen, die Megalosauri, zweitens die ebenfalls hüpfenden, aber etwas schwerfälligeren Formen der Trias- und Juraformation, die sich mit kleinerem Kopf, langem Hals und meißelförmigen spitz gekerbten Einzelzähnen, mit einigen kräftigen Krallen an den 3—4 inneren Zehen wohl einer omnivoren, wenn nicht schon frugivoren Lebensweise angepaßt hatten. Etwa 25 Skelette dieser Formen sind jetzt in der oberen Trias von Halberstadt entdeckt und werden nach der Präparation wohl ein ziemlich klares Bild der Organisation dieser älteren Typen liefern (Gresslyosauridae u. a.).

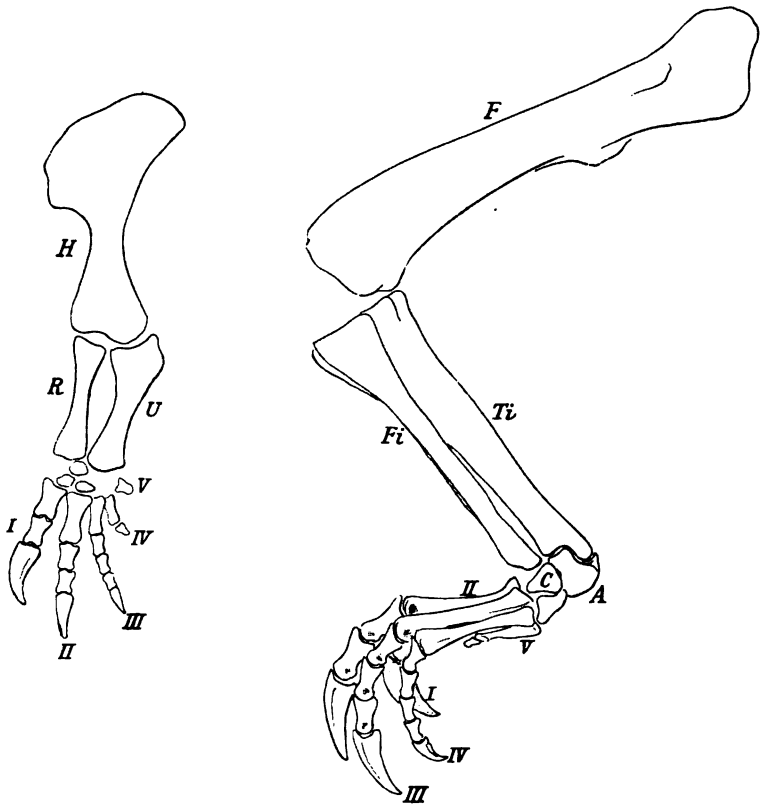


Fig. 175. Vorder- und Hinterfuß eines Dinosauriers (Greßlyosaurus Torgeri n. sp.) aus dem Keuper von Halberstadt im gleichen Größenverhältnis $^1/_{12}$ verkleinert.

Einen dritten Kreis bilden die sogenannten Sauropoden, die Riesenformen, deren Last den Körper wieder zur stärkeren Benutzung der vorderen Gliedmaßen drängte, und diese wieder in normaler Größe entwickeln ließ. Ihre Zehenglieder sind kürzer geworden, nur ihre inneren Finger noch mit großen Krallen besetzt. Ihre Zähne konzentrieren sich auf den vordersten Teil der Schnauze. Ihre Pubis öffnen sich nach unten und werden zu beilförmigen Spangen. Atlantosauriden, Camarosauriden, Brontosauriden und Diplodociden.

II. Unterordnung Postpubici c. (Orthopoda Marsh, Ornithischia Seeley).

Muscheln oder Pflanzen fressende Dinosaurier mit großem Kopf und mehr oder weniger zusammengedrängten Kauzähnen, mit rückwärts verlängertem Pubis in dem vogelartigen Becken,

a) erecti aufrecht gehende Formen mit mäßig großem Kopf, Scelidosauridae als Wurzel mit meißelförmigen Eckzähnen, Iguanodontidae (Praedentata Marsh) mit Hornschnäbeln am vorderen Schnauzenende und mit mehrreihigem Zahnpflaster dahinter (Fig. 177), Hadrosauridae,

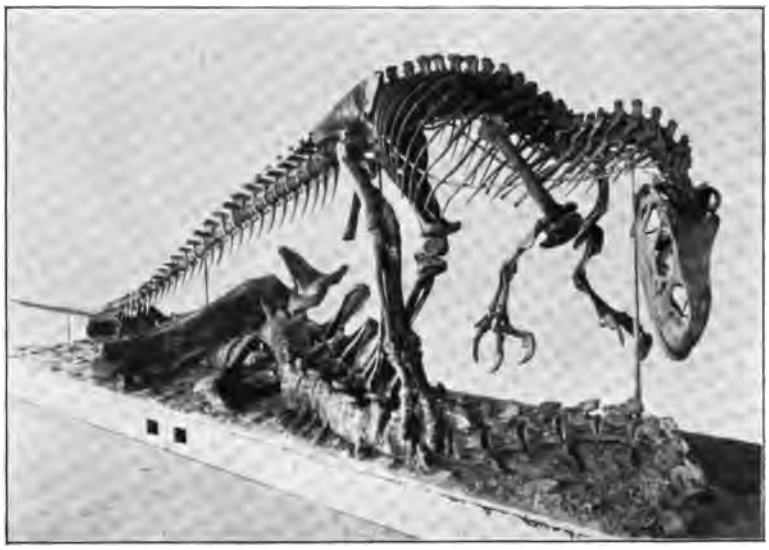


Fig. 176. Allosaurus agilis Marsh, ein Raubdinosaurier des oberen Jura von Kolorado. Restauriertes Skelett. $^1/_{20}$. (Nach einer Photographie des Natural History Museum in New-York.)

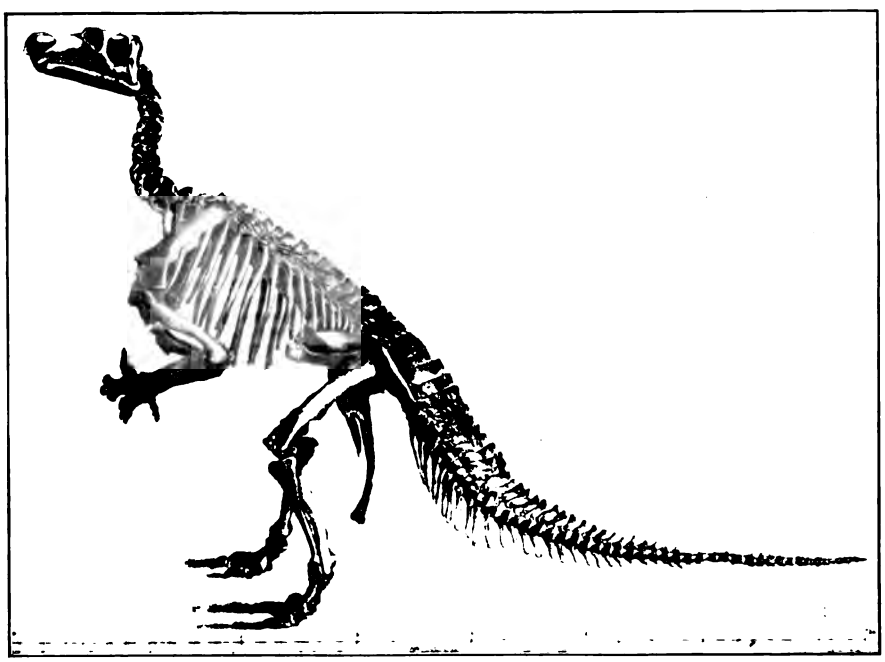


Fig. 177. Skelett von Iguanodon bernissartensis Boulenger. Unterste Kreide, Bernissart, Belgien. $^1/_{60}$. (Nach Dollo.)

b) caduci schwerfällige, z. T. gepanzerte, niedergedrückte Formen mit den Stegosauridae (Fig. 178) und den Ceratopsidae (Fig. 179 u. 180).

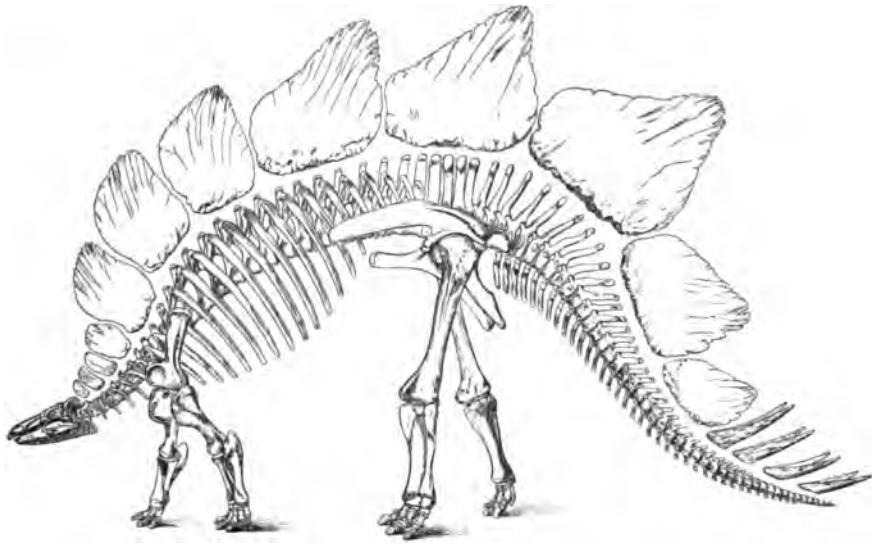


Fig. 178. Stegosaurus ungulatus Marsh. Oberer Jura, Kolorado. Rekonstruktion des Skelettes. $^1/_{60}$. (Nach Marsh.)

Fig. 179. Triceratops flabellatus Marsh. Schädel schräg von vorn gesehen, mit großen horntragenden Stirnzapfen hinter den Augen. $^1/_{20}$. Oberste Kreide von Montana, U. S. A. (Nach einer Photographie des Field Columbian Museum.)

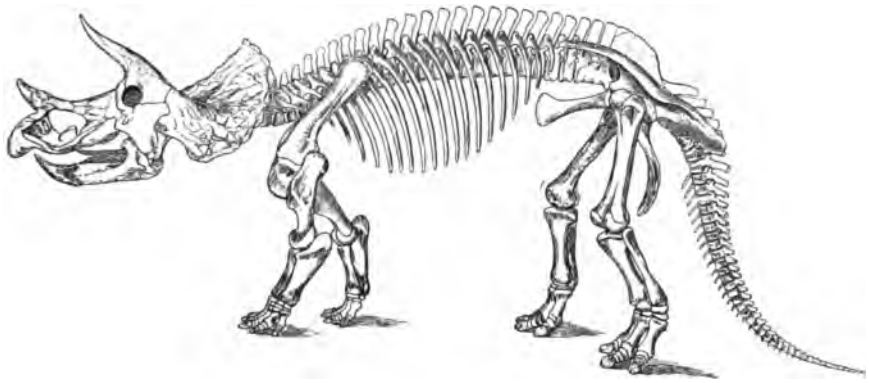


Fig. 180. Triceratops prorsus Marsh. Obere Kreide, Montana. Restauriertes Skelett. $^1/_{70}$. (Nach Marsh).

IIα Nebenordnung **Loricati** (Crocodilia im weiteren Sinne).

So nahe auch die große Mehrzahl der fossilen Krokodile den lebenden steht, so haben doch einige ihrer älteren Typen vornehmlich durch abweichende Stellung ihrer äußeren Nasenlöcher und indifferente Ausbildung ihres Gaumendaches einer Einordnung in das System Schwierigkeiten bereitet. Da sich diese, die Belodonten und Aetosauria, aber in ihrer Gesamtform und speziell ihrer Panzerung so eng an die Krokodile anschließen, scheint es mir im Anschluß an Huxley zweckmäßig, sie wieder mit den echten Krokodilen zu vereinigen. Nur muß man dann im Gegensatz zu Huxley, jenen aberranten Formen gegenüber alle echten Krokodile, also auch seine Mesosuchia in eine Einheit zusammenfassen. Innerhalb der letzteren scheint mir der Gegensatz der Krokodile und Gaviale auch bei den fossilen Formen durchführbar. Eine besondere Gruppe unter den echten Krokodilen bilden die marinen Schwimmformen, für die E. Fraas den Namen Thalattosuchia aufgestellt hatte. Die Ausbildung des Rostrums bietet bei diesen wie bei den vorhergenannten echten Krokodilen einen bequemen Anhaltspunkt auch für ihre systematische Bezeichnung.

Definition: Langgestreckte Wasserformen, mit langem, großem Schädel, kurzem Hals und langem Schwanz. Gliedmaßen kurz, als Schreitbeine oder Schwimmfüße ausgebildet. Haut in der Regel mit Längsreihen knöcherner, grubig skulpturierter Platten gepanzert. Zähne gleichartig kegelförmig, oft mit vorderer und hinterer Kante, thecodont befestigt. Schädel kräftig verknöchert.

Die geologische Verbreitung beginnt in der unteren Trias mit Mesorhinus Fraasi Jkl. und damit mit den Belodonten, deren äußere Nasen weit zurückgeschoben sind und die Choanen mit sich weit rückwärts gezogen haben. Bei den echten Crocodilien ist diese rückwärtige

Lage der Choanen zu einer eigenartigen „aulopalatinen“ (Jaekel) Gaumenbildung spezialisiert, die äußeren Nasen aber sind ganz weit nach vorn zusammengeschoben. Eine phyletisch zweifelhafte Stellung nehmen die Aetosaurier ein, deren Schädelbau (Fig. 183) dem der Dinosaurier und Pterosaurier (Fig. 185) sehr nahe steht.

1. Unterordnung †Belodonti (Parasuchia Huxl.),

mit langer, dicht bezahnter Schnauze, weit rückwärts gelegenen äußeren Nasenlöchern, großen Antorbitalgruben, noch nicht vereinigten Palatina und Pterygoidea. Panzerung zumeist aus breiten Platten gebildet.

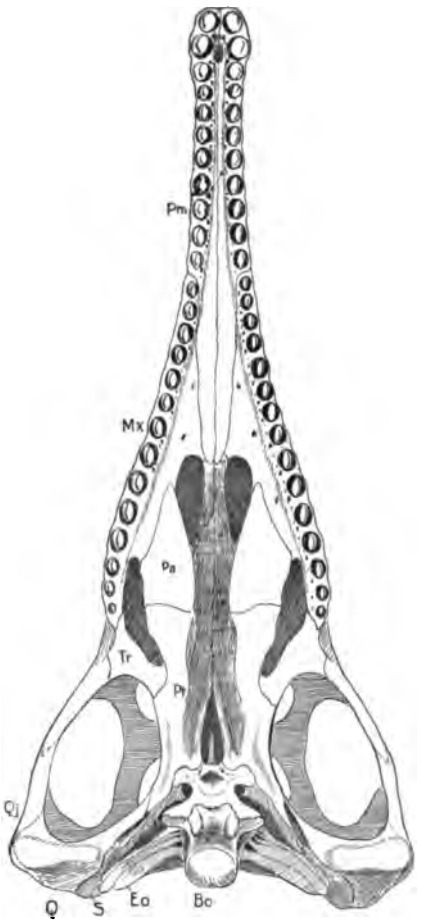


Fig. 181. Mesorhinus Fraasi Jaekel, der älteste Belodont. Gaumenfläche. 1/4. Mittl. Buntsandstein, Bernburg. (Nach Jaekel.)

Hierher gehört der oben genannte Mesorhinus als Typus einer Familie.

Vertreter jüngerer Familien sind Belodon mit verdickter, Mystriosuchus mit sehr schlanker Schnauze. Beide im Keuper Europas und Amerikas.

2. Unterordnung Crocodili (Mesosuchia †Eusuchia Huxley).

Schädel dick, grubig skulpturiert, ohne Antorbitalgruben, mit dünner Postorbitalbrücke, kleinen Augen und Schläfengruben. Äußere Nasen ganz vorn an der Schnauzenspitze vereinigt, innere durch Vereinigung der Palatina (Mesosuchia) und später auch durch Vereinigung der Pterygoidea (Eusuchia) weit zurückgeschoben und fest überdacht (aulopalatiner Gaumentypus Jaekels.)

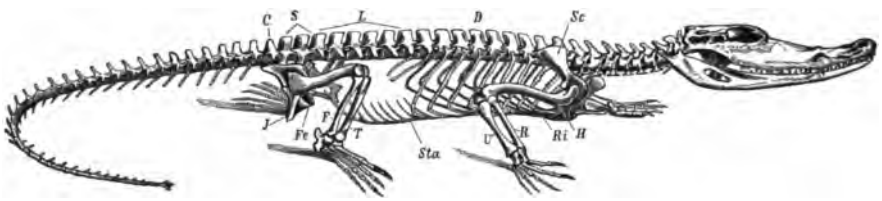


Fig. 182. Skelett des lebenden Nilkrokodils Crocodilus vulgaris Cuv. (Nach Claus.)

Hierher gehören als „longirostri" die †Teleosauridae, †Pholidosauridae, †Tomistomidae und die noch überlebenden Gaviale südasiatischer Flüsse, ferner als „acutirostri" (Thalattosuchia E. Fraas) die jurassischen Metriorhynchidae und Geosauridae und schließlich die strandbewohnenden „brevirostri" †Atoposauridae, †Goniopholidae, und die Crocodilidae (inkl. Alligator).

3. Unterordnung †Aetosauri (Pseudosuchia Huxley)

mit normal gestellten Nasenlöchern, großen Antorbitalgruben und großen Augenhöhlen.

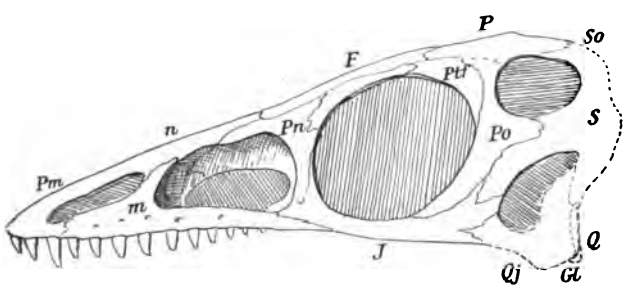


Fig. 183. Neue Rekonstruktion des Schädels von Aetosaurus ferratus O. Fraas. Mittl. Keuper, Stuttgart. (Nach den Originalen im Stuttgarter Museum.)

IIβ Nebenordnung †**Pterosauri** Kaup.

Fein und hohl skelettierte Flugtiere mit nackter Haut, deren Arme durch Verlängerung des letzten Fingers zu Flugorganen umgebildet sind. Schädel zugespitzt, mit Hornscheiden vorn, und großen schlanken Raffzähnen dahinter, mit zurückliegenden Nasenlöchern, großen Antorbital- und kleinen Temporalgruben. Augen groß mit Sclerotikalring. Präsacrale Wirbel meist procöl. Die die Pterosaurier charakterisierende Flügelbildung erfolgt durch Verlängerung der vier Glieder des vermutlich vierten Fingers, der fünfte scheint rückgebildet. Der erste bis dritte sind in normaler Weise gegliedert (2.3.4) und mit großen Endkrallen versehen (Fig. 184). Am Hinterfuß scheint an den vier vorhandenen Zehen die Normalzahl 2.3.4.5 die Regel zu sein.

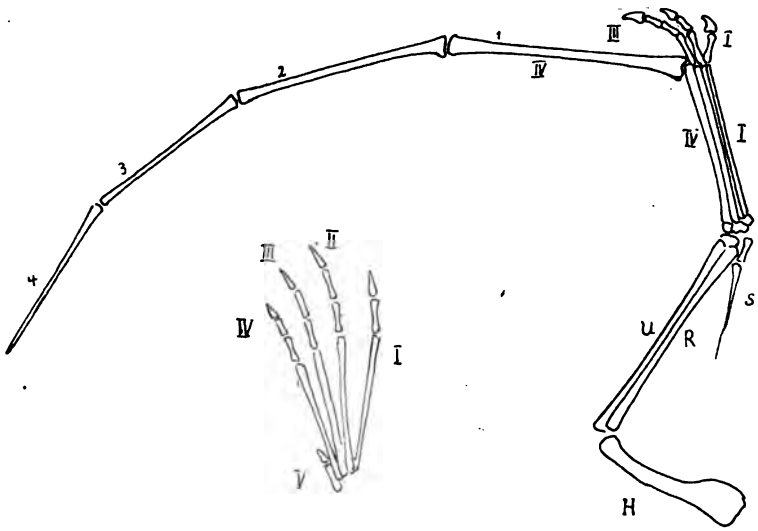


Fig. 184. Gliederung des Armes und des Hinterfußes eines oberjurassischen Pterodactylus des Berliner Museums. *H* Humerus, *R* Radius, *U* Ulna, *C* proximale und distale Carpalia, I—IV die vier Finger, *S* Sehnenverknöcherung der Flügelbildung. $^1/_1$.
Die Fußgliederung 2.3.3.3.1 erscheint hier abnorm.

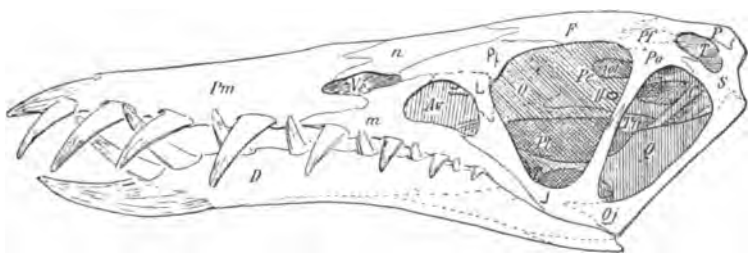


Fig. 185. Rekonstruktion des Schädels von Rhamphorhynchus.
Ne Nasen, *Av* Antorbitalgrube, *O* Orbita, *T* Temporalgrube, darunter die Wangengrube.
$^3/_4$. (Nach Jaekel.)

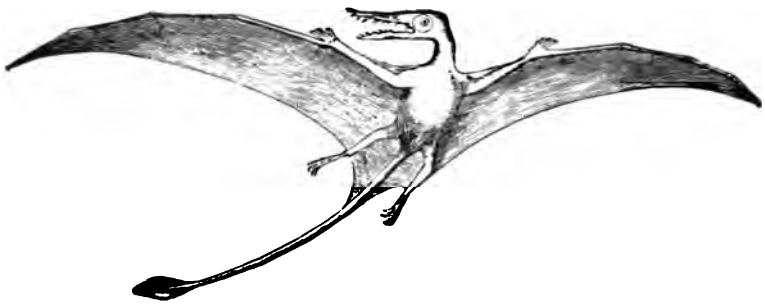


Fig. 186. Rekonstruktion von Rhamphorhynchus aus dem oberen Jura von Solnhofen in Bayern. $^3/_4$. (Nach Marsh.)

Die Pterosaurier sind wohl Nachkommen kleiner postpubicaler Dinosaurier. Die Bezeichnung ihrer 2 Hauptgruppen scheint mir am einfachsten auf Grund ihrer Schwanzform zu erfolgen.

a) longicaudati (Pterodermata Seeley). Rhamphorynchidae.

b) brevicaudati (Ornithochiroidea Seeley). Pterodactylidae, Pteranodontidae.

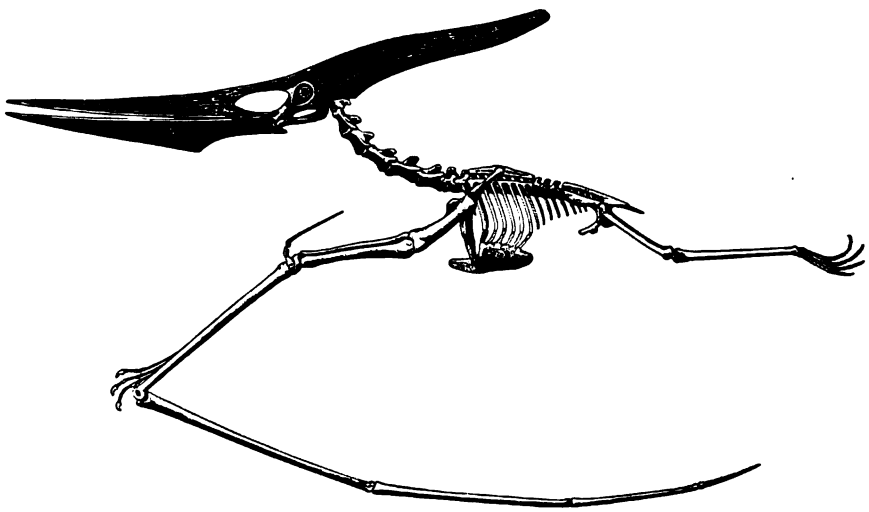


Fig. 187. Rekonstruktion des Skelettes von Pteranodon in seitlicher Ansicht, ohne die rechtsseitigen Gliedmaßen. Obere Kreide, Kansas. (Nach Eaton.)

Ihre ältesten Reste fanden sich in der oberen Trias, sie starben in der oberen Kreide Amerikas mit zahnlosen Riesenformen von 8 m Spannbreite aus (Fig. 187).

V. Nebenklasse Aves, Vögel.

Befiederte warmblütige Zweifüßler, deren Arme durch Federbesatz unter Rückbildung des Handskelettes zu Flügeln umgebildet sind, deren Kopf in der Regel zugespitzt und zahnlos mit Hornschnäbeln versehen ist, mit pterygopalatinem Gaumen, einfachem occipitalem Condylus, mit langem Ilium, vielen Wirbeln im Sacrum und langem Postpubicalprozeß vor dem Ischium, deren Füße mit Krallen besetzt sind, deren fünfte Zehe obliteriert ist und deren Metatarsalia miteinander und dem Tarsus verschmolzen, deren Entwicklung im Ei unter Bildung eines Amnions erfolgt.

Durch ihr Flugvermögen und die besondere Anpassung ihres Körpers an diese Funktion sind die Vögel seit alter Zeit so scharf umgrenzt, daß kein ernst zu nehmender Systematiker an ihrer Einheit und Selbständigkeit gezweifelt hat. Auch darüber ist nach der Erkenntnis des natürlichen Zusammenhanges der Organismen sofort Einigkeit erzielt worden, daß die Vögel als nächstverwandte und spezialisierte Nachkommen von Reptilien aufzufassen sind. Meinungsverschiedenheiten bestanden nur darüber, ob man Übergangsformen von Reptilien zu den Vögeln den letzteren glatt unterordnen solle, oder ob man sie wegen des Mangels einzelner typischer Kennzeichen der heutigen Vögel von deren Einheit ausschließen solle. Engenetische Vorformen trennen wir heute von ihren unmittelbaren Nachkommen nicht mehr gern ab und haben dazu vollends keine Veranlassung mehr unter den hier befolgten systematischen Gesichtspunkten. Übergangstypen oder Vorformen wie Archaeopteryx ordnen wir also den Vögeln unter, zumal ihre Mängel gegenüber den typischen Vogelcharakteren als unmittelbare Vorstufen derselben und damit der höheren Organisation der jüngeren Vögel erscheinen. Wir folgen im übrigen dem Systeme M. Fürbringers in dessen übersichtlicher Zusammenfassung in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches durch Hans Gadow.

Stufen der Entwicklung der Klasse ergeben sich nach unserer noch sehr mangelhaften Kenntnis fossiler Vorfahren einerseits aus der Rückbildung des ursprünglichen langen Reptilschwanzes, andererseits aus der Rückbildung der Zähne und der freien Finger an den Flügeln.

Die Verkürzung des Reptilschwanzes beruht offenbar auf der Tendenz, das Endsteuer an den schwimmenden Körper heranzuziehen und findet sein Analogon in der Schiffahrt, in der unmittelbaren An-

fügung des Steuers an das Boot gegenüber der primitiveren Herausstreckung eines freien Ruders. Die Verkürzung des Vogelschwanzes wird sich allmählich vollzogen haben, aber bei unserer dürftigen Kenntnis älterer Vogelformen steht uns der lange „Blattschwanz" von Archaeopteryx und der kurze „Fächerschwanz" der jüngeren Vögel zunächst noch unvermittelt gegenüber. Dieser Gegensatz läßt sich systematisch sehr gut ausnützen, aber wir dürfen uns nicht verhehlen, daß es im Sinne unseres Systems nur ein Stufenunterschied ist.

Die Beurteilung der Flügelbildung ist insofern noch unklar, als wir nicht wissen, welche Finger das definitive distale Flügelskelett zusammensetzen. Nach den neuesten Beobachtungen einerseits an Embryonalstadien lebender Vögel (vgl. Barfurth Anat. Anz. 1911), andererseits an neuen Dinosaurierfunden von Halberstadt scheint mir kaum mehr zweifelhaft, daß der erste und zweite Finger reduziert werden, der dritte mit schwacher Beteiligung des vierten und fünften das eigentliche Fingerskelett des Flügels bildet (vergl. Fig. 175 und 189).

Hiernach würde Archaeopteryx noch das Dinosaurierstadium repräsentieren, aber auch darin nur graduell von den jüngeren Vögeln unterschieden sein, da bei diesen embryonale und anormale Atavismen den genetischen Zusammenhang mit dem Archaeopteryxstadium dokumentieren würden.

In der Bezahnung ist der Übergang ein allmählicher, insofern noch verschiedene Kreidevögel echte Zähne besitzen. Da dieser stufenweise Übergang aber in verschiedenen Reihen der Vögel getrennt und wahrscheinlich verschieden schnell erfolgte, läßt er sich schwerer als die oben genannten Merkmale systematisch verwerten. Nicht nur die Löffelform und thecodonte Befestigung der Zähne, sondern auch die Hornschnabelbildung findet ihre nächste Beziehung bei den Dinosauriern und ihren den Vögeln physiologisch nahestehenden Nachkommen, den Pterosauriern.

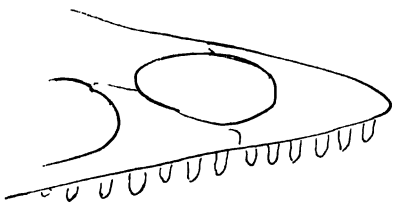


Fig. 188. Bezahnung des Oberkiefers von Archaeopteryx. (Nach dem Berliner Exemplar.) Vergrößerung $^2/_1$.

Auf Grund dieser Momente ist zunächst eine Haupteinteilung vorgeschlagen in Archornithes Carus oder Archaeornithes Gadow (= Saururae Haeckel) für Archaeopteryx und eine alle übrigen jüngeren Vögel

umfassende Abteilung Neornithes Gadow (= Ornithurae Haeckel). Wir können beide phylogenetisch als Vor- und Hauptstufe, systematisch als Unterklassen auffassen. Als anderes Einteilungsprinzip wurde der Besitz oder Mangel eines Kieles auf dem Brustbein (Sternum) betrachtet und danach die Vögel in gekielte (Carinatae) und ungekielte (Ratitae) geteilt. Die früher gelegentlich geäußerte Meinung, daß die ungekielten als auf niederer Vogelstufe stehend die primitiveren seien, ist wohl kaum mehr diskutabel. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Vögel ihre eigentümliche Organisation, vor allem die Umbildung ihres Armskelettes, nicht durch Laufen, sondern durch Flattern und Fliegen d. h. durch Druckbewegungen der vorderen Gliedmaßen auf die Luft erlangt haben, und daß also Lauftiere mit rückgebildeten Flügeln unmöglich primitiv sein können. Ratiten müssen also eine Seitenrichtung der typischen Vogelentwicklung darstellen. M. Fürbringer führte deshalb für sie die Bezeichnung „Deuteraptenornithes" ein, um durch diesen leider fast unaussprechlichen Namen anzudeuten, daß sie ihre Organisation erst sekundär erwarben und von Hause aus echte Vögel waren. Es bleibt nur die Frage, ob eine solche Aufgabe der Flugtätigkeit und der Übergang zum Laufen einmal oder öfters erfolgte, ob demgemäß die Ratiten eine systematische Einheit bilden. Fürbringer und Gadow führten nun eine so große Zahl gemeinsamer Charaktere aller Ratiten auf, daß man sie wohl für einen phylogenetisch geschlossenen Typus halten kann. Seine Stellung und Bedeutung würden wir dann durch den Begriff einer Nebenordnung der zweiten oder Hauptstufe zum Ausdruck bringen. Nach Fürbringers Auffassung sind sie als Dekadenten einer Gruppe von Formen anzusehen, die die Crypturiformes, Gruiformes und Galliformes enthält. Gadow vereinigt sie mit diesen zu einem „Kreis A", während er in einen „Kreis B" die Columbiformes, Ardeiformes und Anseriformes stellt, und von deren Vorfahren den alten Typus Hesperornis der nordamerikanischen Kreide ableitet. So ergeben sich für ihn innerhalb seiner Neornithen zwei Hauptabteilungen A und B mit je zwei Unterabteilungen. In der systematischen Aufreihung der Formenkreise hat dann aber Gadow eine von obigen abweichende Anordnung getroffen, indem er die von ihm anerkannten Beziehungen innerhalb seiner Kreise A und B nicht weiter berücksichtigt und den Ratitae und dem Typus von Hesperornis (als Odontolcae Marsh) die sämtlichen typischen Vögel als Carinati gegenüberstellt. Auch das scheint mir nicht zweckmäßig, daß er die Reihenfolge der Neornithes mit den aberranten Ratitae und Odontolcae einleitet. Durch die hier durchgeführte Sonderung von Haupt- und Nebenordnungen glaube ich nicht nur dem System, sondern auch der phylogenetischen Auffassung Fürbringers und Gadows näher gerückt zu sein. Da wir alle Vögel für primäre

Carinaten halten, müssen wir freilich diesen Begriff als systematische Einheit fallen lassen. Das ergibt folgende Gliederung der Klasse:

A. Vorstufe als Unterklasse **Archornithes** Carus
mit Archaeopteryx als einzigem Typus einer Hauptordnung.

B. Hauptstufe als Unterklasse **Neornithes** Gadow.

Hauptordnungen:	Nebenordnungen:
I. Colymbomorphae	Iα Odontolcae
II. Pelargomorphae	
III. Alectoromorphae	IIIα Ratitae
IV. Coraciomorphae	

A. Vorstufe. Unterklasse **Archornithes** Gadow (Saururae Haeckel, Archaeornithes Gadow).

Langgeschwänzte, bezahnte Vögel mit freien krallenbesetzten Fingern an den befiederten Flügeln.

Außer diesen systematisch wichtigsten Merkmalen sind noch eine Reihe anderer atavistisch bedeutungsvoll, so namentlich die Diplocölie der Wirbel, die Selbständigkeit der Halsrippen, der Mangel von Processus uncinati an den Rumpfrippen, die Selbständigkeit der Beckenknochen, die geringe Größe des Iliums, die zweiseitige Befiederung des Schwanzes. Auch die große Zahl von Scleralplatten (etwa 11) im Auge knüpft an Reptilienzustände an.

Einziger Typus Archaeopteryx lithographica H. v. Meyer (macrura Owen, Siemensi Dames) im oberen Jura von Solnhofen in Bayern.

Die systematische Bedeutung von Archaeopteryx beruht nicht nur darauf, daß sie eine ganze Anzahl typischer Reptilienmerkmale innerhalb der Vogelklasse aufweist, sondern daß sie sich allem Anschein nach von dem Hauptwege der Vogelentwicklung sehr wenig entfernt hatte, und deshalb als direkte Urform der Vögel erscheint. Sie repräsentiert also in unserem System die Hauptordnung der Vorstufe. (Fig. 188 u. 189).

B. Hauptstufe als Unterklasse **Neornithes** Gadow.

Die vordersten Finger rückgebildet, die folgenden im Flügel verkümmert. Ihre Metacarpalien miteinander verwachsen. Die Zahl der Schwanzwirbel auf 13 oder weniger reduziert, die letzten 5—6 in der Regel zu einem Pygostyl verwachsen. Die Metatarsalia mit dem Tarsus fest zu einem Tarsometatarsus verschmolzen.

Durch die Verkürzung des Schwanzes zu einem Fächerschwanz und die totale Umbildung des Armes zum Flügel unter der vollen Aufgabe der primären Gliederung des Handskelettes kommt in dieser

Fig. 189. Archaeopteryx lithographica. Oberer Jura. Solnhofen. 1/4 nat. Größe. Neue Rekonstruktion in der Form des Berliner Exemplares. Die Zehen der Hinterfüße sind teilweise ergänzt auf Grund des Londoner Exemplares. An dem rechten Arm ist die dritte Zehe in normale Lage versetzt und die von mir vermuteten Finger IV und V mit punktierten Linien eingetragen.

höheren Stufe der Typus der Vögel erst voll zum Ausdruck. Die Vertreter dieser als Unterklasse auffaßbaren Stufe sind seit der oberen Kreide bekannt und seit dem Tertiär allmählich so zahlreich geworden, daß sie an Artenmenge alle übrigen Tetrapoden in den Schatten stellen.

Ihre systematische Gliederung wurde schon oben kurz berührt. Wir können offenbar die Odontolcae und Ratitae nicht als primitive

Vogeltypen auffassen, denn die Erlernung des Fluges, der den Körper der Vögel erst zur Ausbildung brachte, mußte notgedrungen zunächst carinate Typen hervorrufen und in der Normalentwicklung erhalten. Schwache Flieger, Laufvögel, müssen also entartete Vogeltypen sein. Auch der Übergang zur Schwimm- und gar zur Tauchbewegung liegt außerhalb der Norm der Vogelentwicklung. Laufvögel wie die Ratitae und Tauchvögel wie die Odontolcae, Sphenisci u. a. werden damit in Nebenreihen gerückt, während als normale Lebensweise das Leben auf Bäumen anzusehen ist und demgemäß Baumbewohner die Hauptrichtung der Entwicklung der Klasse bestimmen. Nun entsteht die Frage, ob wir die Ratitae und Odontolcae von bekannten Baumtypen ableiten können, oder ob sie älteren ausgestorbenen und noch unbekannten Typen entstammten. In diesem Falle käme in Frage, ob wir

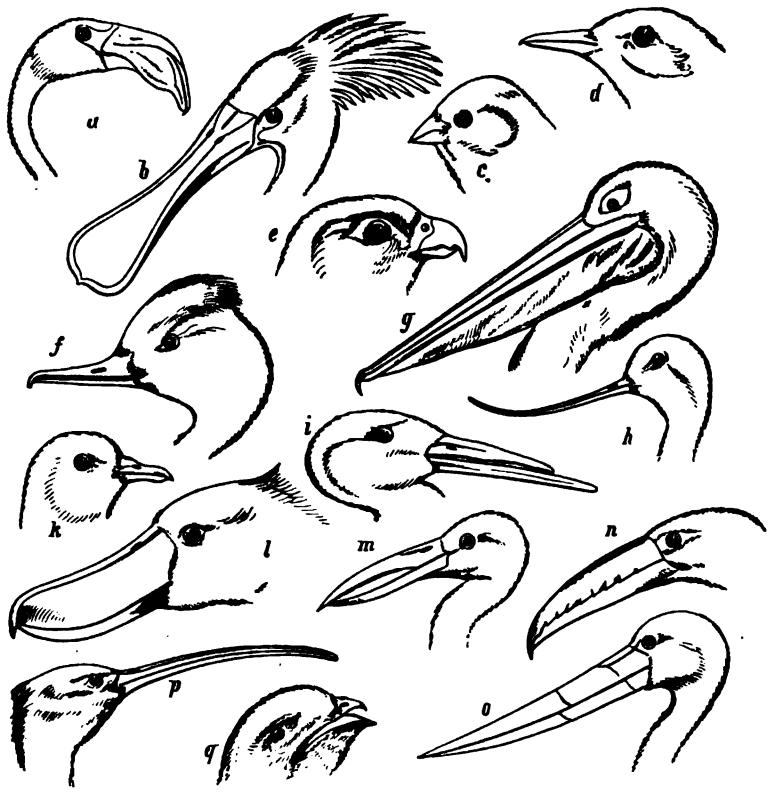


Fig. 190. Kopfformen: *a* Phoenicopterus antiquorum, *b* Platalea leucorodia, *c* Emberiza citrinella, *d* Turdus cyanus, *e* Falco candicans, *f* Mergus merganser, *g* Pelecanus perspicillatus, *h* Recurvirostra avocetta, *i* Rhynchops nigra, *k* Columba livia, *l* Balaeniceps rex, *m* Anastomus coromandelianus, *n* Pteroglossus discolor, *o* Mycteria senegalensis, *p* Falcinellus igneus, *q* Cypselus apus. (Nach verschiedenen Autoren aus Claus.)

sie einer niederen Stufe unterordnen. Da nun, wie öfters betont wurde, die Chancen der Erhaltung von Landtieren und besonders Waldbewohnern sehr ungünstig sind, aber mit der Nähe des Wassers zunehmen, so erklärt sich, daß auch hier bei den Vögeln vorwiegend Wasser- und Uferbewohner fossil erhalten sind, und uns also die Stammesentwicklung in der Hauptreihe entzogen ist. Archaeopteryx, der wohl wirklich ein „Urvogel" war, machte darin eine sehr bemerkenswerte Ausnahme; aus späterer Zeit kommt dann als wichtigerer Typus nur Ichthyornis aus der Kreide von Texas in Betracht, aber auch diese steht nach Fürbringer und Gadow den Colymbi, rezenten Tauchvögeln, sehr nahe und kann nicht ohne weiteres als Stammform der Ratitae oder von Hesperornis als Typus der Odontolcae gelten. Demnach werden wir uns die Unterklasse der Neornithes wohl zweckmäßig in der Weise gliedern, daß die Ratiten und Hesperornis als Nebenordnungen, und zwar die Odontolcae als Nebenordnung einer bisher noch unbekannten primitiveren Hauptordnung, also in einer tieferen Stufe als die übrigen Neornithen aufgefaßt werden. In den Hauptordnungen würden dann die Baumvögel in der Hauptrichtung, die Wasservögel in Nebenrichtungen einzustellen sein. Im übrigen stützt sich die systematische Einteilung vorwiegend auf die Kopfform und Schädelbildung, deren Differenzierung nachstehende Übersicht anschaulich macht. Sie beruht wesentlich auf den Verschiedenheiten animalischer und vegetabilischer Ernährung und deren zahllosen Modifikationen.

Hauptordnungen:	Nebenordnungen:
	Iα Odontolcae
II. Alectoromorphae	IIβ Ratitae
Crypturi	
Turnices	
Galli-Gruiformes	
Columbae-Charadriiformes	
III. Pelargomorphae	
Falconiformes	
Ciconiiformes	
Anseriformes	
IV. Colymbomorphae	
Ichthyornithes	
Colymbiformes	
Sphenisciformes	
Procellariiformes	
V. Coraciomorphae	
Cuculiformes	
Coraciiformes	
Passeriformes	

I*a* Nebenordnung **Odontolcae** Marsh.

Diese wesentlich auf Hesperornis aus der oberen Kreide von Texas basierte Ordnung enthält Wasservögel, die sich offenbar nicht der Schwimmbewegung angepaßt hatten, sondern nur als Laufvögel am Ufer lebten. Nur so erklärt sich, daß ihr Sternum den Kiel verlor, der später dann nur den landbewohnenden Laufvögeln, den „Ratiten" im engeren Sinne verloren ging, während die späteren spezialisierten Wasservögel das Schwimmen im und unter Wasser erlernten und besonders als „Taucher" den Kiel auf dem Brustbein für die Schwimmbewegung der vorderen Gliedmaßen ebenso benötigten, wie vorher für das Fliegen.

Definition: Uferbewohnende Laufvögel, mit kiellosem Brustbein, bezahnten Kiefern, deren Zähne in Rinnen (Typus „taphrodont") befestigt sind.

Hesperornis in der oberen Kreide von Nordamerika, während Enaliornis in der oberen Kreide Südenglands noch unvollständig bekannt ist. Falls sie ein gekieltes Sternum besaß, könnte sie als Vorfahr von Hesperornis und der Colymbiformes eine Hauptordnung der ersten Stufe repräsentieren.

Fig. 191. Skelett von Hesperornis regalis Marsh aus der oberen Kreide von Texas. Restauration von O. C. Marsh in $^1/_{10}$ nat. Größe. (Nach Marsh.)

II. Hauptordnung **Alectromorphae** Gadow.

Diese Ordnung, deren mesozoische Vorfahren leider noch unbekannt sind, enthält in den Crypturi niedrig organisierte Formen, deren Schwanzende noch nicht zu einem Pygostyl verwachsen ist und dadurch an die „Saururae" d. h. an Archaeopteryx anknüpft. Von diesen Crypturi gehen die Turnices aus, ferner die Hühner und die Gruiformes, sowie die Tauben und die Charadriiformes. Von den primitiven cretaceischen Vorfahren der Crypturi könnten nach Gadow die Ratiten abstammen.

Unterordnung Crypturi (Tinamiformes Gadow).

Nestflüchtende Carinaten mit Incisura ischiatica und unverwachsenen letzten Wirbeln. Schnabel lang, Flügel lang, Schwanz kurz ohne Pygostyl. Typus: Tinamus (Crypturus) major Gray, das brasilische Steißhuhn.

Unterordnung Turnices.

Wachtelähnliche nestflüchtende Landvögel mit reduziertem Hallux, mit großem Vomer, 14—15 Halswirbeln.

Unterordnung Galli, Hühner.

Vierzehige Landvögel mit schizognathem Schädel, großer Spina und seitlichen Fortsätzen am Sternum.

Unterordnung Gruiformes, Kraniche.

Sumpfvögel mit Vomer und schizognathem Kiefer, diskreten Rückenwirbeln, getrennten Coracoiden, ohne echten Kropf. Hierhin gehören die Rallidae, Gruidae u. a.

Unterordnung Charadriiformes Gadow.

Diese die Tauben und Möven enthaltende Gruppe ist u. a. durch schizognathen Kiefer, u-förmige Furcula und kurze Spina ausgezeichnet.

IIα Nebenordnung **Ratitae.**

Landbewohnende nestflüchtende Laufvögel mit rückgebildeten Flügeln und Brustkiel, Quadratum mit einfachem oberen Gelenkhöcker. Coracoid getrennt, mit der Scapula stumpfwinklig verwachsen. Schwanzende in der Regel mit getrennten Wirbeln. Penis am Skelett muskuliert. Dunen fehlen.

Hierhin gehören die Strauße, Struthiones, Rheae, Casuarii, der kleine lebende Apteryx und der riesige fossile Dinornis Neuseelands, die Aepyornis von Madagaskar und benachbarten Inseln, ferner die Stereornithes, fossile Riesenvögel, wie Phororhacos aus Südamerika.

Fig. 192. Eier links vom Strauß, in der Mitte von Aepyornis, rechts vom Haushuhn.

Fig. 193. Der australische Kasuar, Casuarius novae Hollandiae. Skelett und Umriß. $^1/_{10}$.
(Nach Pander und d'Alton.)

Fig. 194. Apteryx australis. Der Kiwi Australiens. 1/4. (Nach Haacke.)

III. Hauptordnung **Pelargomorphae** Gadow.

Die Abteilung Gadows umfaßt die Falken, Enten und Störche, die in sich wieder eine große Zahl von Formen enthalten und wegen deren Divergenz kaum präzis definiert werden können.

Fig. 195. Skelett und Körperumriß eines Geiers, Vultur ?niger. 1/4. Lebend. Europa. (Nach Pander und d'Alton.)

Unterordnung Falconiformes, Tagraubvögel.

Carnivore, nesthockende, desmognathe Raubvögel mit hakigem Oberschnabel, enthalten die Cathartidae und die Accipitres.

Unterordnung Anseriformes Gadow.

Desmognathe Nestflüchter mit vollständigen Basipterygoidfortsätzen, einem Paar sternotrachealer Muskeln und verstülpbarem Penis. Hierhin die südamerikanischen Pelamedeae und die fast kosmopolitischen echten Enten.

Unterordnung Ciconiiformes Gadow

die Steganopoden, Ardeae (Reiher), Ciconiae und Phoenicopteri enthalten und durch echtes Nestkleid, vollständigen Vomer und desmognathe Kieferbildung ausgezeichnet sind.

IV. Hauptordnung **Colymbomorphae** Gadow
(= Podicipitiformes Fürbringer).

In diesem Formenkreis vereinigt Gadow die Ichthyornithes, Colymbiformes, Sphenisciformes und Procellariiformes, die nun hier den Charakter von Unterordnungen erhalten müßten. Eine Definition für diese Colymbomorphae hat Gadow nicht gegeben. Von den genannten sind nur die ältesten, die Ichthyornithen normal gebildete Flugvögel,

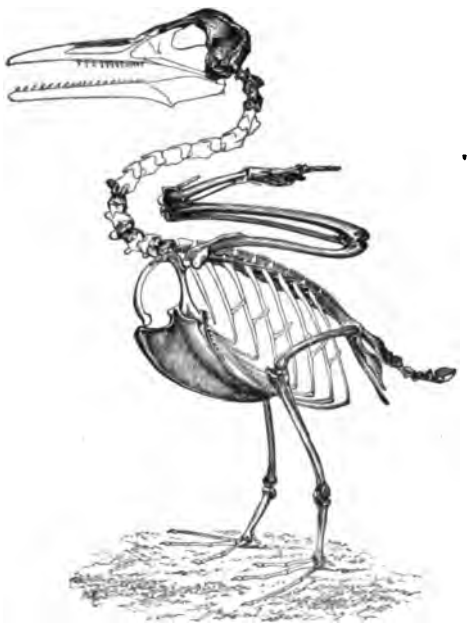


Fig. 196. Ichthyornis dispar Marsh aus der oberen Kreide von Texas. $^1/_3$.
(Restauration von Marsh.)

während die übrigen dem Leben im Wasser angepaßt sind und dadurch in vieler Hinsicht aberrant spezialisiert sind. Diese Divergenz läßt eine präzise Definition nur für die Unterordnungen geben.

Unterordnung Ichthyornithes (Odontotormae Marsh).

Bezahnte carinate Flugvögel mit diplocoelen Wirbeln, einer Incisura ischiatica, und sehr kleinem Gehirn. Zähne in getrennten Gruben. Fossil in der oberen Kreide von Nordamerika.

Unterordnung Procellarii oder Turbinares, Albatrosse.

Pelagische Flugvögel, Nesthocker mit rückgebildeter Hinterzehe.

Unterordnung Colymbiformes.

Schwach fliegende, mit dem Tarsometatarsus auftretende, aufrecht gehende Wasservögel mit geradem Schnabel, kurzen Schwanzfedern und Schwimmhäuten. Hierhin gehört Colymbus und Podicipes.

Unterordnung Sphenisci, Pinguine.

Flügel zu Flossen umgebildet, Federn schuppenartig, Metatarsalien unvollständig verwachsen, berühren beim Auftreten den Boden.

V. Hauptordnung **Coraciomorphae** Gadow.

Der artenreiche Formenkreis enthält die Verwandten der Papageien, der Krähen und der Sperlinge, die folgende drei Unterordnungen bilden:

Unterordnung Cuculiformes Gadow.

Die Cuculi und Psittaci umfassend; sie sind desmognath, zygodactyl oder mit äußerer Wendezehe mit normalen Zehenbeugern.

Unterordnung Coraciformes,

zu denen außer den Krähen u. a. auch die Eulen, Spechte und Kolibris gehören. Es sind Baumbewohner, echte blindgeborene Nesthocker, mit stark reduzierten alten Dunen, mit kleinen Tränen- und Nasendrüsen, kurzem Mandibularfortsatz, 13—15 Halswirbeln. Es sind syndactyle oder freizehige Zehenbeuger.

Unterordnung Passeres.

Echte Nesthocker, Zehenbeuger mit normaler Zehenstellung, mit großer Spina auf dem Sternum, kleinem Procoracoid. Hierhin gehören etwa 6000 Arten, deren feinere Gliederung große Schwierigkeit bereitet.

VI. Klasse **Paratheria** Jaekel 1910.

Von den Reptilien im älteren Sinne haben wir eine Anzahl von Formenkreisen abgesondert, die teils primitiv teils aberrant waren und sich dem Typus der Reptilklasse, wie wir sie oben charakterisiert haben, nicht einfügen wollten. Es sind das die alttriadischen Theriodontia und Anomodontia, sowie die von der Trias bis zur Gegenwart verbreiteten Schildkröten und die Monotremata, die bisher innerhalb der Säugetiere eine sehr fragwürdige Rolle spielten. Für alle diese stellte ich eine neue Klasse der Paratheria auf[1]), die ich von den Reptilien abrückte und den Säugetieren näher brachte. Daß ihre ältesten Vertreter den alten Reptilien nahe stehen, ist unleugbar und selbstverständlich, da alle Tetrapoden und namentlich die holospondylen Tetrapoden von einem Organisationstypus ausgegangen sind. Die Eigenschaften, die aber jene ältesten Paratheria mit den Reptilien verbinden, sind nicht eigentlich Reptilmerkmale, sondern primitive Eigenschaften aller Tetrapoden. In den ältesten Vertretern der Paratheria prägen sich aus den gleichen entwicklungsgeschichtlichen Prinzipien die Charakterzüge der Klasse noch nicht scharf aus. Diese Therocephalia sind eine Übergangsgruppe, in denen, wie das gewöhnlich in solchen geschah, einzelne Mitglieder die noch wenig gefestigten Eigenheiten teilweise abstreifen oder in aberranter Weise selbständig modifizieren. Diese naturgemäßen Umstände können uns nicht abhalten, diese Außengruppe der Klasse zuzuzählen, in deren weiterer Entwicklung ihre Selbständigkeit und ihre Konvergenz zu den Säugetieren im allgemeinen immer klarer hervortritt. Nur die Schildkröten machen hiervon in mancher Beziehung eine Ausnahme, sie bleiben bei ihrer eigenartigen Organisation in vielen Verhältnissen auf einer niederen Stufe stehen, die man bisher als Reptilstufe auffaßte, weil man unbewußt geneigt war, die systematische Reihenfolge der alten Klassen als Ausdruck einer stufenweisen Entwicklung derselben anzusehen.

Paratheria sind kurz gedrungene, soweit bekannt Eier legende Vierfüßler mit kurzem wohl abgesetzten Rumpf, kurzem oder mäßig langem Hals und Schwanz. Ihre Füße sind dick und schwerfällig, ihr Kopf niedrig, ihr Gehirn klein, ihre Nasenlöcher vorn gelegen, meist vereinigt. Ihre Haut ist

[1]) Über die Paratheria, eine neue Klasse von Wirbeltieren. Zoolog. Anzeiger XXXVI. Nr. 6/7. Sept. 1910. In dieser Arbeit hatte ich die Cotylosaurier teilweise bei den Paratherien eingereiht, während ich sie hier aus systematischen Gesichtspunkten vorzog, noch den Miosauriern zuzuzählen.

durch hornige, seltener durch kalkige Bildungen geschützt, die hornigen zu Schuppen oder Haaren modifiziert. Ihr Skelett ist dick und schwerfällig bis zu den Gelenken verknöchert und stark mit Leisten und Fortsätzen als kräftigen Muskelansätzen modelliert. Ihr Schädel, der bei den Ausgangsformen noch stegal gebaut war, weist einen Durchbruch in der Schläfenregion auf und wird damit synapsid, d. h. mit einem einzigen kräftigen Jochbogen versehen und dem entsprechend mit einem einzigen weiten oberen Schläfendurchbruch. Die Gaumenfläche ist im ersten Stadium ihrer Entwicklung (Therapsida) noch einfach, wird dann aber mehr oder weniger diplopalatin, d. h. die Maxillen und meist auch die Palatina bilden im vorderen Teil der Schnauze einen doppelten Gaumen, hinter dem die inneren Nasenlöcher (Choanen) münden. Demgemäß ist auch der hintere Teil des Gaumens säugetierartig gebaut mit reduzierten Pterygoiden und Parasphenoid. Ohrkapseln *(Bullae osseae)* sind erst in Ausbildung begriffen und fehlen älteren Typen noch gänzlich. Das Hinterhauptsgelenk ist ursprünglich dreiteilig, wird aber dann dicondyl, mit zwei exoccipitalen Gelenken. Der Unterkiefer zeigt in verschieden hohem Maße eine Vergrößerung des Dentale auf Kosten der übrigen primären Unterkieferknochen. Das Gebiß ist primitiv isodont, säugetierartig heterodont, oder rückgebildet und teilweise oder ganz durch Hornscheiden ersetzt.

Im Schultergürtel sind Scapula und Coracoid deutlich gesondert, meist auch ein Praecoracoid, sowie eine Clavicula und Interclavicula vorhanden. Das Becken umfaßt mehrere Wirbel, und zeigt im Ilium, Ischium und Pubis normale reptilartige Ausbildung.

Das Gliedmaßenskelett ist schwerfällig geformt, mit Endkrallen versehen. Die Phalangenformel ist normal säugetierartig 2 . 3 . 3 . 3 . 3 oder nähert sich doch bei den ältesten Vertretern diesem Typus. Ein vortretender Ellenbogen *(Olecranon)* ist vielfach ausgebildet.

Die Wirbel sind im allgemeinen kräftig gebaut, besonders auch ihre oberen Bögen, mit denen der Wirbelkörper gewöhnlich fest verwachsen ist. Die Rippen sind kräftig in der Regel zweiköpfig und über den ganzen Rumpf ausgedehnt. Untere Bögen am Schwanz sind schwach entwickelt. Zwischenwirbelstücke fehlen.

Die Formenkreise ordnen sich in folgender Weise an, wobei ich als Hauptordnungen die Stufen normaler Entwicklung in die erste Reihe stellte.

Hauptordnungen:	Nebenordnungen:
I Therapsidi	Iα Dinocephali
	Iβ Testudinati
II Theriodonti	IIα Anomodonti
	? Monotremati

I. Hauptordnung †Therapsidi Broom.

Die fast nur aus der Karrooformation Südafrikas bekannten Vertreter dieses Formenkreises sind noch wenig genau bekannt, und fast nur Schädel-bestimmbar. Broom rechnet hierher Formen mit großen synapsiden Schädeln von Säugetierhabitus, aber mit einfachem Gaumen, meist bezahnten Pterygoiden, säugetierartig differenziertem Gebiß, in dem aber meist etwa fünf Schneidezähne vorhanden, die Eckzähne nicht lokalisiert und die Backzähne spitz sind. Im Schädel sind die Postorbitalia noch vorhanden, aber Supratemporalia und Quadratojugalia verschwunden.

Broom unterscheidet drei Formenkreise, die ich als Unterordnungen aufführe:

1. Unterordnung Dromaeosauri Broom mit Galechirus Scholtzi als Typus.

2. Unterordnung Dinocephali Broom mit Delphinognathus, Titanosuchus, Archaeosuchus und Scapanodon.

3. Unterordnung Therocephali Broom mit Alopecodon, Scylaeosaurus Pristerognathus, Pardosuchus, Scymnosaurus und Glanosuchus.

Ferner könnte hierher gehören auch die Gattung Deuterosaurus aus dem russischen Perm, von der außer Schädelfragmenten auch einzelne Skeletteile gefunden sind.

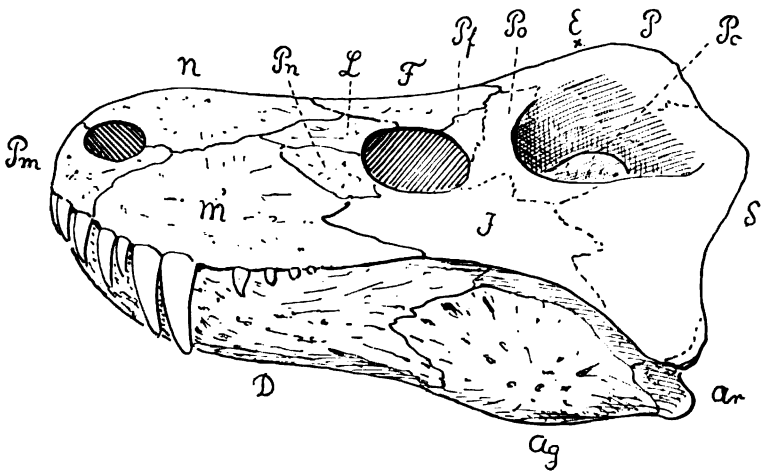


Fig. 197. Lycosuchus vanderrieti Broom. Neue Rekonstruktion des Schädels auf Grund der Figuren von Broom. Unt. Trias. Südafrika.

In einem sehr bemerkenswerten Formenkreis südafrikanischer Paratherier, über die Broom erst vorläufig berichtet hat, zeigt das Gebiß den Übergang von der isodonten zur heterodonten Bezahnung, in dem die vordersten Zähne des Maxillare größer werden, damit den Charakter

von Eckzähnen annehmen und nun die Gebißreihe gliedern. Hier sind nun bei einigen dieser Formen mehrere Eckzähne vorhanden (Fig. 197).

In eine Nebenordnung I α werden verschiedene Typen zu stellen sein, die noch näherer Aufklärung bedürfen, so namentlich die oben genannten Dinocephali, während die Dromasauri und Therocephali in die Hauptreihe zu stellen sind. Das britische Museum besitzt außerdem noch ein großes Material derartiger Funde aus dem oberen Perm und der Trias Südafrikas, das vielleicht auch zur Aufstellung weiterer Nebenordnungen Veranlassung geben wird.

Es scheint mir auch nicht ganz ausgeschlossen, daß sich die Ichthyosaurier hier durch Übergang zur schwimmenden Lebensweise abgezweigt haben könnten. Ihr Schädelbau mit seiner geschlossenen Wangenregion, die als einfacher Jochbogen erscheint, würde im Anschluß an Therapsiden seine nächste Erklärung finden. So lange wir aber noch so wenig Sicheres über die Vorfahren der Ichthyosaurier wissen, läßt sich solchen Möglichkeiten kaum nachgehen.

I β Nebenordnung **Testudinata**, Schildkröten.

Die Schildkröten sind sehr einseitig spezialisierte Formen, die ihren alten noch reptilartigen Paratheriertypus bis zur Gegenwart bewahrt haben, und deshalb auch bisher zu den Reptilien gestellt wurden. In der Vereinigung ihrer Nasenlöcher, der Bildung eines doppelten Gaumens, eines einfachen Jochbogens und eines dreiteiligen Hinterhauptgelenks, sowie in ihrer primären Zehenformel 2.3.3.3.3 sind sie echte Paratherier. In der Zahnlosigkeit und Hornschnabelbildung stehen sie den Anomodontiern nahe und auch den Monotremen. Ihre wesentliche Spezialisierung beruht auf ihrer Rumpfpanzerung. Dieselbe beschränkt sich nicht wie bei anderen auf epidermale Hornbildungen (Schildpatt), sondern wird in tieferen Lagen der Haut verstärkt durch Ausbreitung der oberen Bögen (Neuralia) von 8 Rumpfwirbeln und der diesen angeschlossenen Rippen (Costalia). Zur Vervollständigung dieses Panzers werden Randplatten herangezogen (sog. Marginalia). Alle diese bilden den Rückenpanzer oder den Carapax. Im seitlichen Anschluß an diesen wird ein Bauchpanzer (Plastron) gebildet, teils aus den Elementen des Schultergürtels, Claviculae (Epiplastra), Interclavicula (Entoplastron) und Verschmelzungskomplexen von Bauchrippen, die sich in mehreren Paaren anordnen (Hyoplastra, Mesoplastra, Hypoplastra und Xiphiplastra hinten). Durch die 4 Beine wird das Plastron eingeengt, so daß die Mesoplastra gewöhnlich verschwinden.

Die Urformen sind schwerfällige plumpe Landtiere mit hoch gewölbtem Panzer und zahlreichen Marginalien. Dieser Typus hat sich etwas vereinfacht in den Landschildkröten bis jetzt erhalten. Andere

gingen ins Wasser, lernten schwimmen und platteten dazu ihren Panzer ab, den die beweglichen Seeschildkröten (Cheloniden) mehr und mehr reduzierten (Fig. 203). Bei diesen Schwimmformen tritt, wie auch sonst bei solchen, eine Vermehrung der Fingerglieder ein. Ihr Kopf wird nicht mehr wie bei den Landschildkröten unter den Panzer zurückgezogen, sondern bleibt beim Schwimmen vorgestreckt und schafft sich ein neues Schutzdach durch Ausdehnung der Parietalia über ihre primäre Schläfengrube (tegaler Schädeltypus Jaekels). Bei dem Endglied der Seeschildkröten Dermochelys (Fig. 204) ist der eigentliche Schildkrötenpanzer ganz reduziert und ein Buckelpanzer wieder an seine Stelle getreten. Die Morphologie und historische Entwicklung der Schildkröten läßt an diesen Vorgängen wohl kaum mehr zweifeln.

Ihre bisherige Einteilung danach, ob ihre Beckenknochen mit dem Panzer fest oder lose verbunden sind, in Pleurodira und Cryptodira läßt sich an fossilen Formen und namentlich den primitivsten dieser Typen schwer durchführen. Wir müssen ihnen noch einen primitiven Typus voransetzen, für den Boulenger den Namen Amphichelydia einführte. Von diesem lassen sich dann nach O. P. Hay die Cryptodira und Pleurodira in verschiedenen Richtungen ableiten. Es scheint mir nun aber zweckmäßig, die Chelonii und Trionychii, die beide in engerer Beziehung zu den Cryptodiren als zu den Pleurodiren stehen, als selbständige Nebenreihen der ersteren anzusehen und demnach die Unter-

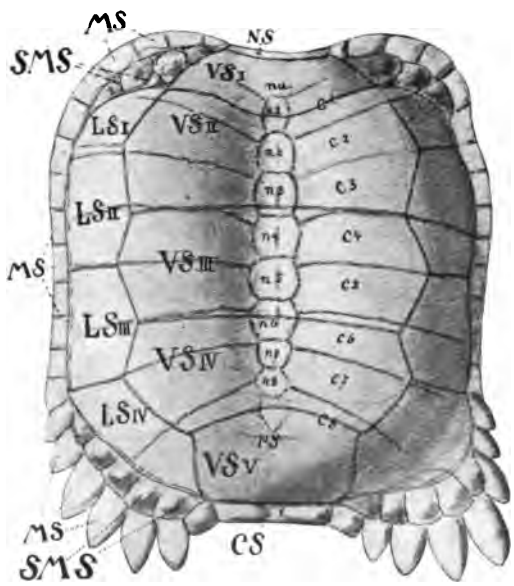


Fig. 198. Rückenpanzer von Proganochelys Quenstedti Baur. Keuper Württembergs. Etwa $^1/_7$. (Nach E. Fraas.)

ordnung der Cryptodira auf deren Land- und Sumpftypen zu beschränken. Wir erhalten dann folgendes System.

1. Unterordnung Amphichelydii Lyddeker 1889.

Landschildkröten, deren Becken noch nicht fest mit dem Panzer verwachsen ist, deren Bauchpanzer (Plastron) noch ein mittleres Paar sogenannter Mesoplastra enthält, deren Kopf und Hals noch nicht die scharfe Spezialisierung der jüngeren Typen aufweist, und deren Schädel noch Nasalia aufweist, die später verschwinden bezw. von der Oberseite des Schädels verdrängt werden. Hierhin gehören außer einigen noch fraglichen Resten aus dem Muschelkalke die Proganochelys aus dem Keuper Württembergs, ferner die Mehrzahl der jurassischen und ein Teil der cretaceischen Formen u. a. Platychelys, Baena, Compsemys.

2. Unterordnung Pleurodiri.

Land- und Sumpfschildkröten mit voll verknöchertem Panzer, deren Becken fest mit dem Panzer verwachsen ist, deren Kopf unter horizontaler Biegung des Halses unter den Panzer gezogen, wird und deren

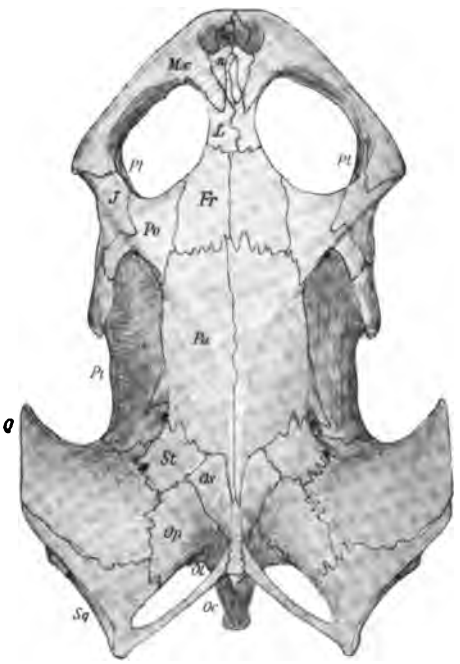


Fig. 199. Hydromedusa sp. mit posttemporalem Bogen, mit kleinen Nasalien vor den Lacrymalia *(L)*, *Mx* Maxillaria, *Pt* Palatina, *J* Jugalia, *Po* Postorbitalia, *Fr* Frontalia, *Pa* Parietalia, *Pt* Pterygoidea, *Q* Quadrata, *St* vermutlich die Prootica anderer Autoren, *Os* Supra-occipitalia, *Op* Opisthotica, *Ol* Occipitalia lateralia, *Oc* Condylus occipitalis, *Sq* Squamosum.

Plastron in der Regel der Mesoplastra entbehrt. Der Schädel zeigt z. T. noch eine posttemporale Brücke (Fig. 199).

Hierhin gehören außer einer Anzahl weit verbreiteter fossiler Formen die gegenwärtig in den australischen Landgebieten heimischen Pelomedusen (Fig. 199) und Chelyidae.

3. Unterordnung Cryptodiri.

Land- und Sumpfschildkröten mit stark gewölbtem, normal verknöcherndem Panzer, deren Becken nicht oder nur teilweise mit dem Panzer verwachsen ist, deren Kopf unter vertikaler Biegung des Halses zurückgezogen wird. Mesopolastra fehlen dem Plastron.

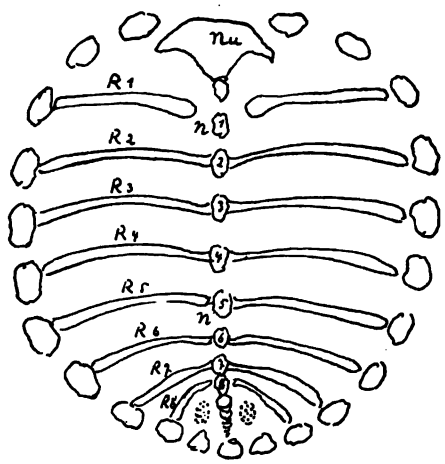


Fig. 200. Anlage des Rückenpanzers bei einer Jugendform von Testudo. $^2/_1$. (Nach Jaekel.)

Diese formenreichste Abteilung der Schildkröten umfaßt die Chelydridae, Cinosternidae, Testudinidae, Emydidae, die Anosternidae, Dermatemydidae, die Platysternidae und die Tritosternidae. Viele dieser Familien haben seit der Kreide fossile Vertreter.

4. Unterordnung Trionychii, Weichschildkröten.

Sumpfbewohner mit flachem, grubig skulpturiertem Knochenpanzer, der echten Schildpattes und der Randplatten entbehrt und auch weiche, überwachsene Kiefer aufweist.

Hierhin gehören die Trionychiden und Plastomeniden.

5. Unterordnung Chelonii, Seeschildkröten.

Seeschildkröten mit teilweise aufgelöstem oder ganz reduziertem flachem Panzer, deren Füße zu Paddeln umgewandelt sind, deren Zehen

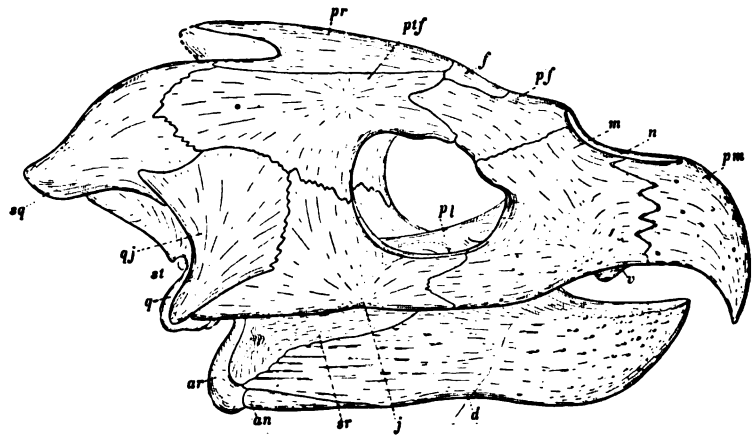


Fig. 201. Chelon ischyros Wieland. Obere Kreide, Dakotah. $^1/_8$. (Nach Wieland.)

überzählige Glieder aufweisen, und deren Krallen bis auf die letzte reduziert sind. Der Kopf zeigt eine große, rückwärtige Ausdehnung der Parietalia als Schutz der hinteren Schädelregion, die herausgestreckt bleibt und deshalb eines Schutzes bedarf. Hierher stelle ich außer den jurassischen Acichelyden die Cheloniden (Fig. 202), die cretaceischen Toxocheliden, Protostegiden (Fig. 201), trotz Hays und anderer gegenteiliger Auffassung auch die Familie der Dermochelydidae (Fig. 204),

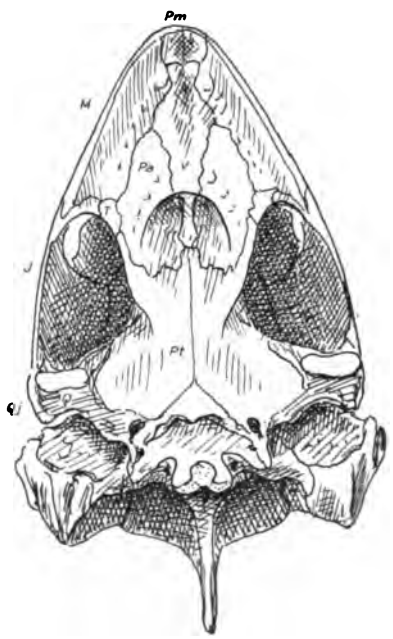


Fig. 202. Gaumenfläche des Schädels von Chelone viridis Schneider, der Suppenschildkröte. $^1/_2$. (Nach Jaekel.)

Fig. 203. Toxochelys Bauri Wieland. Rückenpanzer mit den für die Chelonii typischen Unterbrechungen zwischen den Rippenenden. 1/6. (Nach Wieland.)

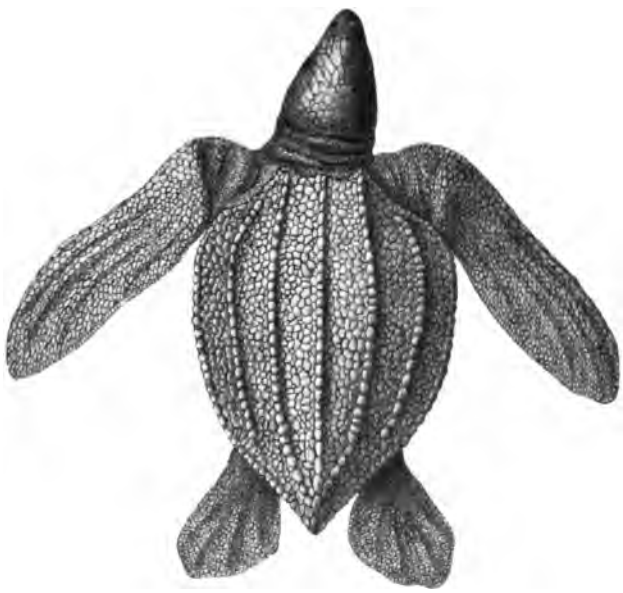


Fig. 204. Dermochelys coriacea. Jugendliches Exemplar. Küste von Kamerun. 1/2. (Nach Jaekel.)

die sich mit der oberen Kreide selbständig zu einem eigenartigen Typus mit einem mosaikartigen Buckelpanzer spezialisiert haben. Auch dieser Typus der Chelonii hat, wie die Trionychii, einen selbständigen Seitenweg eingeschlagen.

1γ Nebenordnung †**Anomodontii** Owen.

Indem wir den oft unzweckmäßig ausgedehnten Begriff der Anomodontier wieder auf seinen Typus, die Formen um Dicynodon, beschränken, verstehen wir darunter sehr spezialisierte Paratherier, die sich offenbar einer eigenartigen Nahrungsaufnahme anpaßten und ihre Bezahnung rückbildeten zugunsten einer hornigen Schnabelbildung, wie sie Schildkröten besitzen. Ihr Gaumen ist diplopalatin, aber so, daß nur die Maxillen an der Überwölbung der Choanen Anteil nehmen. Ihr Hinterhauptsgelenk noch dreiteilig zusammengesetzt. Ihr Unterkiefer ist sehr dick und schwerfällig, seine hinteren Elemente zwar klein, aber aber anscheinend noch vollzählig entwickelt. Ihr Extremitätenskelett schwerfällig, die Phalangenformel 2.3.3.3.3.

Man kann die Anomodontier zerlegen in drei Familien:

1. die Endothiodontidae (Fig. 205) mit Caninen und schwachen Zähnen dahinter. Endothiodon Owen, Opisthoctenodon Broom, Esoterodon Broom, Prodicynodon Broom.

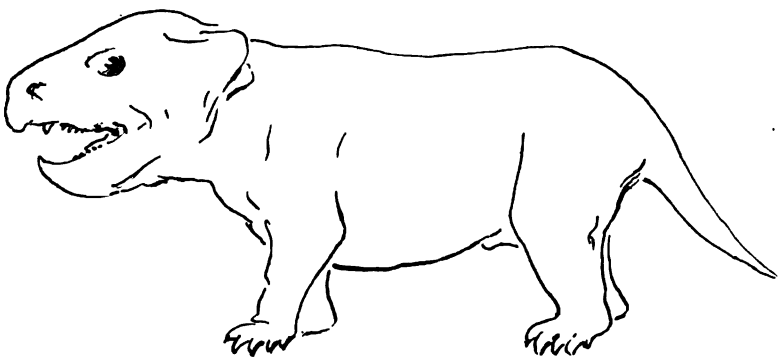


Fig. 205. Endothiodon bathystoma Owen (Restauration auf Grund der Darstellungen von Broom). Trias, Karrooformation Südafrikas.

2. Dicynodontidae mit einem Paar großer Eckzähne im Oberkiefer und einer dicken Verknöcherung der Schnauze. Dicynodon mit flach gewölbtem Schädel, Lystrosaurus mit einem starken Knick in der vorderen Frontalregion und Sagecephalus mit einer tiefen Einsattelung (Sage = Suttel) in der Parietalregion und stärkster Verdickung der Schnauze (Fig. 206—209).

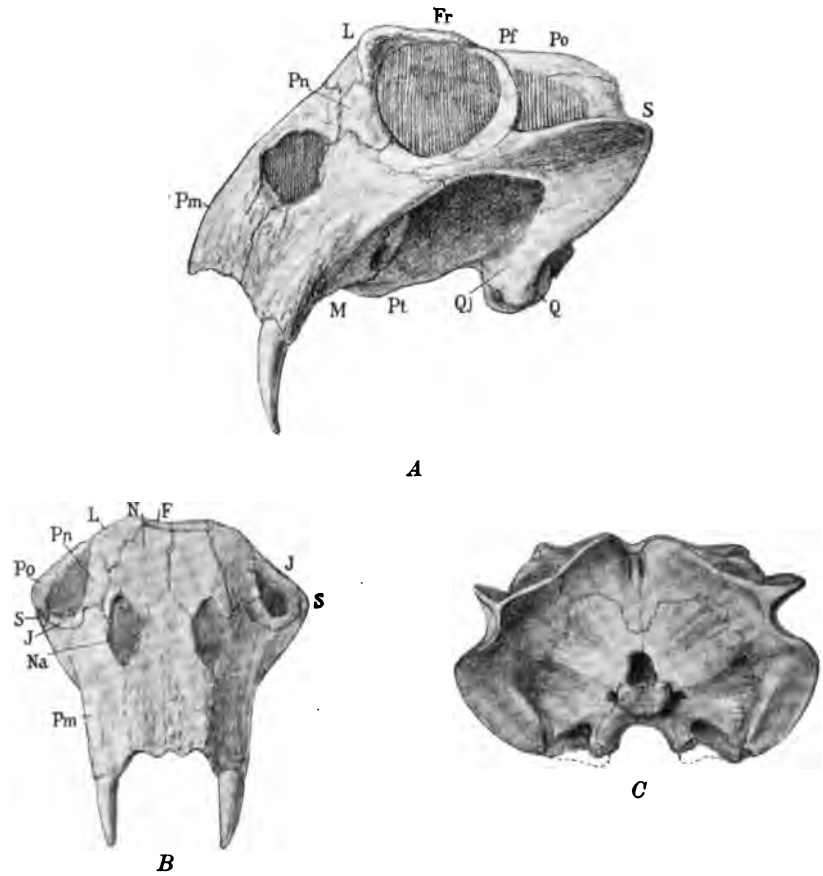


Fig. 206. Dicynodon sp. Schädel *A* von der Seite, *B* von vorn, *C* von hinten. Untere Trias, Karrooformation Südafrikas. (Nach einem Exemplar des Brit. Mus.) $^1/_4$.

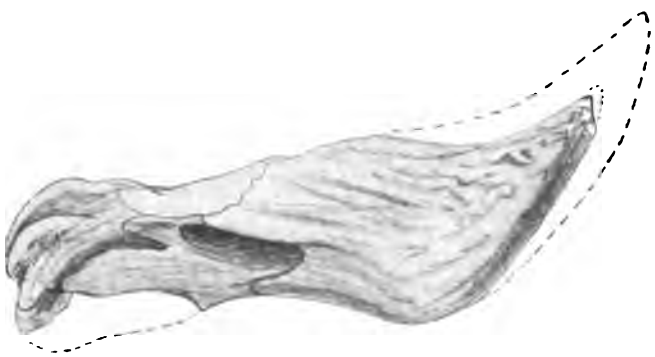


Fig. 207. Unterkieferast eines Dicynodonten, mit großem Dentale, die einen punktiert umrandeten Hornschnabel trug, dahinter das Spleniale und Complementare, dahinter links das Quadratum mit der Gelenkrolle für das Quadratum; die Lage des Angulare ist durch einen unterbrochenen Strich angezeigt. $^1/_3$. (Nach einem Exemplar des Brit. Mus.)

Fig. 208. Rechtes Beckenskelett eines Dicynodonten. Oben das Ilium, rechts das Pubis, links unten das Ischium. Zwischen allen die Gelenkpfanne. $^1/_3$. (Nach einem Exemplar des Brit. Mus.)

Fig. 209. Rekonstruktion des Schädels eines anscheinend unbeschriebenen Dicynodonten Sagecephalus pachyrhynchus n. g. n. sp. mit sehr verdickter breiter Schnauze, breiter, tiefer, trichterförmiger Einsenkung an der Epiphyse, dünnem Jochbogen.
(Original im Brit. Mus.) Untere Trias, Karrooformation Südafrikas. $^1/_4$.

3. Udenodontidae, zahnlose Formen mit einer vorspringenden Ecke an Stelle der Eckzähne des Oberkiefers, schwacher Ausbildung der Schnauzenregion, und flacher Oberseite des Schädels (Fig. 110—212).

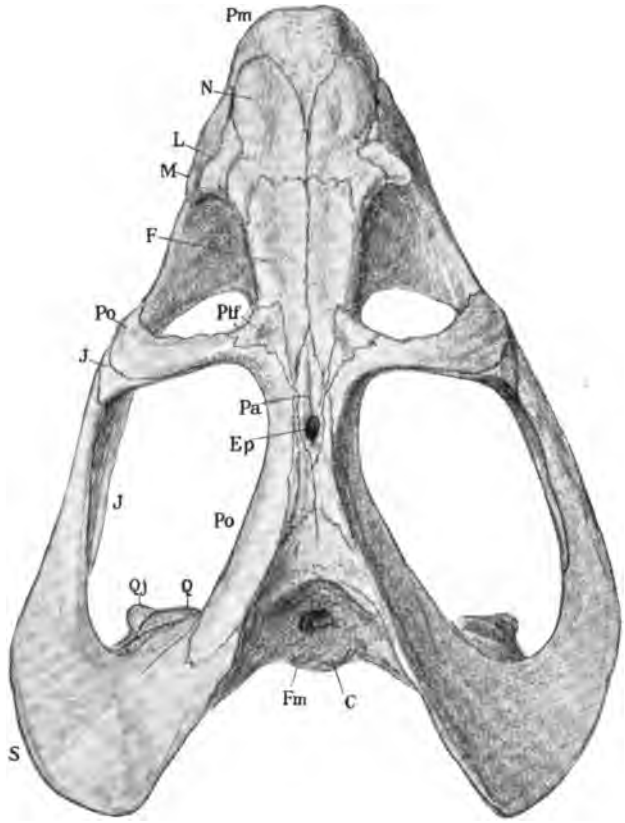


Fig. 210. Udenodon sp. Oberseite des Schädels nach einem Exemplar des Brit. Mus. (nat.-hist.). Trias, Karrooformation Südafrikas. *Pm* Praemaxillae, *N* Nasalia, *L* Lacrymalia, *M* Maxillaria, *F* Frontalia, *Ptf* Postfrontalia, *Po* Postorbitalia, *J* Jugalia, *Pa* Parietalia mit der Epidyse *(Ep)*, *Qj* Quadratojugale, *Q* Quadratum, *S* Squamosum, *Fm* Foramen magnum, *C* Condylus, *Tr* Transversa, *Pt* Pterygoidea.

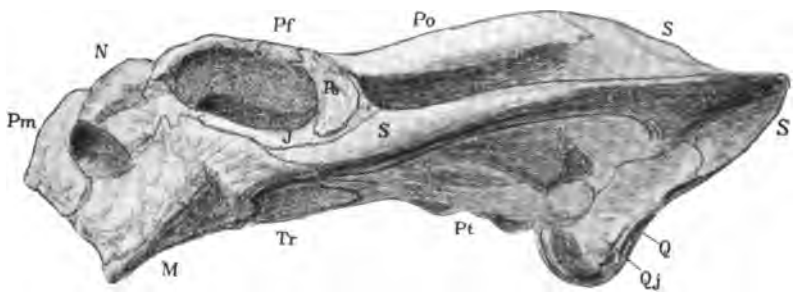


Fig. 211. Udenodon sp. Derselbe Schädel in Seitenansicht. Bezeichnungen wie in Fig. 206.

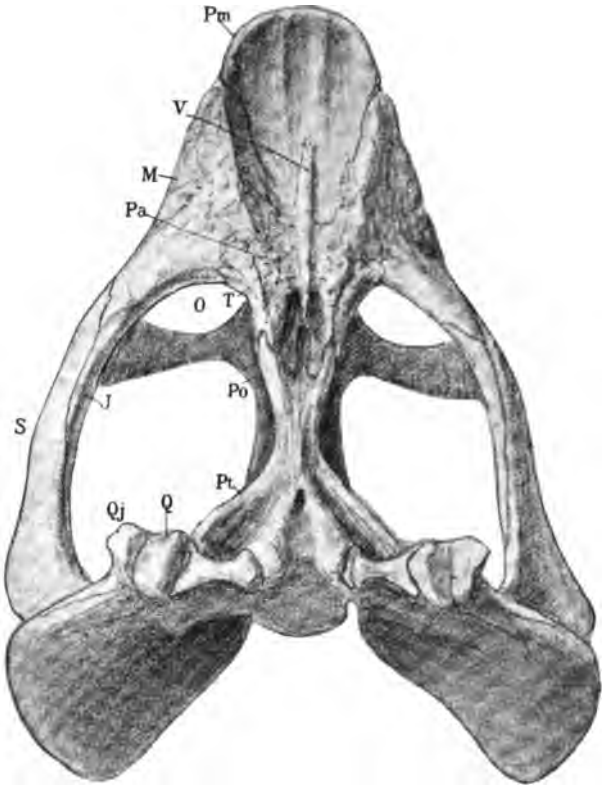


Fig. 212. Udenodon sp. Derselbe Schädel wie Fig. 210. Unterseite. Bezeichnungen wie in Fig. 210 und 211. *V* Vomer, *Pa* Palatina, *T* Transversa, *Pt* Pterygoidea.

II. Stufe. Hauptordnung †**Theriodonti.**

Typisch entwickelte Paratheria mit kräftigem Jochbogen, doppeltem (diplopalatinem) Gaumen, mit doppeltem Hinterhaupts-Gelenk, mit sehr vergrößertem Dentale im Unterkiefer, mit einreihiger thecodonter Kieferrandbezahnung, die in 5—3 Schneidezähne, einen Eckzahn und zahlreiche Backzähne gegliedert ist, die eine dominierende Hauptspitze haben und nach hinten zu vordere und hintere Nebenspitzen ausbilden. Postfrontalia, Supratemporalia und Quadratojugalia sind noch vorhanden. Scapula mit Acromion. Zehenformel 2.3.3.3.3.

Eine ununterbrochene Reihe führt von den Therocephali, die z. T. noch einfachen Gaumen, mehrere Eckzähne und andere indifferente Merkmale aufweisen, in direkter Reihe zu den Theriodonten, in denen wir wohl das Prototyp der Säugetierentwicklung zu erblicken haben. Sie nähern sich diesem Typus in ganz entschiedener Weise, bleiben aber doch in den meisten Verhältnissen noch auf niederer Stufe. Ihre

Bezahnung ist zwar säugetierartig gegliedert, aber die einzelnen Backzähne sind noch sehr primitiv. Bei dem am besten bekannten Cyno-

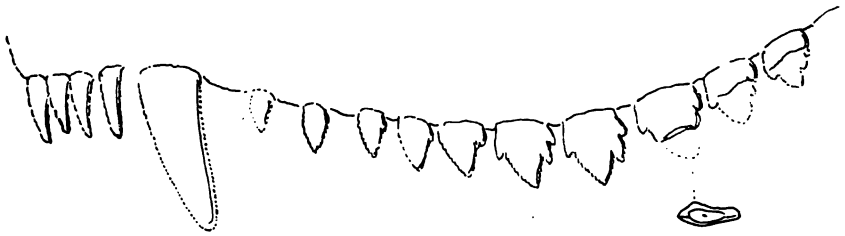


Fig. 213. Zahnreihe des Oberkiefers von Cynognathus crateronotus Ow. Trias, Karrooformation, Südafrika. Der erste Prämolar ist rekonstruiert. $^1/_1$.

gnathus (Fig. 213) sind sie sehr stark komprimiert, vorn und hinten nicht nur kantig, sondern auch noch wie Reptilzähne fein gekerbt.

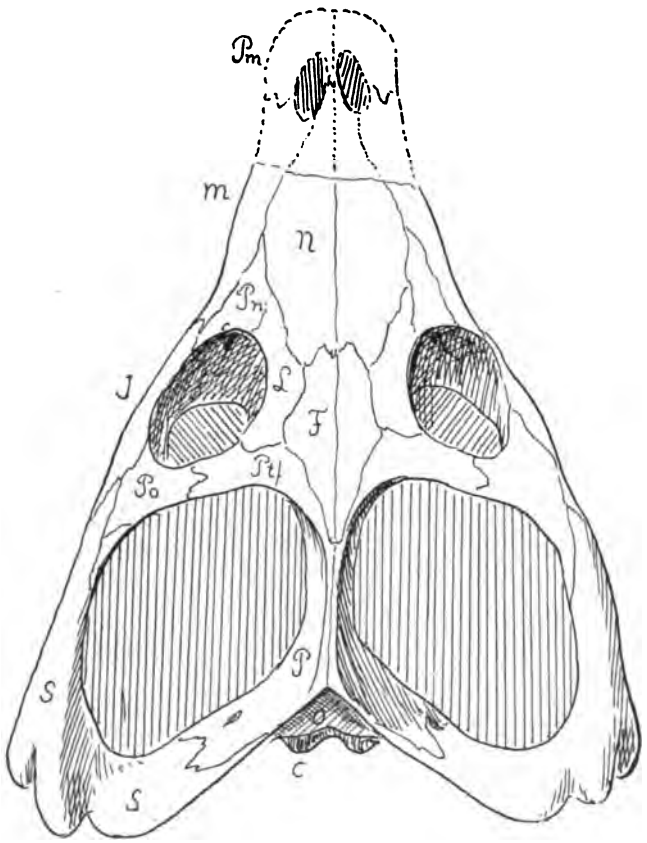


Fig. 214. Oberseite eines Schädels von Gomphognathus aus der oberen Trias der Karroo-Formation Südafrika. $^2/_3$. (Nach einem Exemplar des Brit. Mus.)

Bei einigen sind die Backzähne so nach innen ausgedehnt, daß sie vermutlich auch innere Höcker aufwiesen.

Fam. Galesauridae mit spitzen Backzähnen und eigentümlich ausgebreiteten hinteren Rumpfrippen. Cynognathus (Fig. 213) Galesaurus. Fam. Lycosauridae mit einfach abgestumpften Molaren, Lycosaurus, Cynodraco; Fam. Gomphognathidae mit breiten Backzähnen. Gomphognathus (Fig. 213, 214) Microgomphodon, Trirachodon, Diademodon.

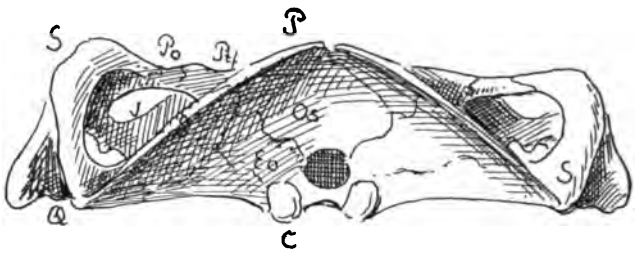


Fig. 215. Hinterseite desselben Schädels von Gomphognathus (Original Brit. Mus.). Es zeigt besonders deutlich die eigentümliche Bogenbildung des Squamosum.

IIα Nebenordnung **Monotremati.**

Die Monotremen wurden den Säugetieren angereiht, da man die Paratherien noch nicht kannte, sonst würde man wohl kaum Bedenken getragen haben, sie bei diesen einzureihen. Nicht nur durch ihre Fortpflanzung mit Eiern, und dem Mangel einer echten Säugung der Jungen entfernen sie sich von den Säugetieren, sondern auch durch viele anatomische Merkmale. Ihr Schultergürtel zeigt die primitive Gliederung in die vier Stücke Suprascapulare, Scapulare, Coracoid und Praecoracoid. Ihre Schnabelbildung findet kein Analogon bei den Mammalia, wohl aber bei den Schildkröten und Dicynodonten unter den Paratheriern. Auch die Ausdehnung ihrer Pterygoiden und die Erhaltung ihres Articulare im Unterkiefer paßt zu den Paratherien. Ihre Halsrippen bleiben von den Wirbeln gesondert. Die ganze Skelettbildung ihrer Gliedmaßen stimmt mit Paratheriern überein. Ihre Embryonen scheinen noch in größerer Ausdehnung am Körper rudimentäre Schuppen statt Haare zu besitzen, im erwachsenen Zustand sind erstere auf den Schwanz beschränkt. Wenn man andererseits die große Menge von Säugetiercharakteren der Monotremen in Betracht zieht, muß man erwägen, daß ihnen ein sehr langer Zeitraum zur Verfügung stand, die bei den Theriodontiern schon stark pointierten Säugetiereigenschaften weiter auszubilden. Innerhalb der direkten Nachkommen der Theriodontier in der Hauptreihe sind die Säugetiercharaktere ja noch schneller entwickelt worden, und viele Wege standen wohl der Entwickelung auf so kompli-

zierter Grundlage wie der dritten Stufe der Paratherien-Organisation nicht mehr offen. Ob mancherlei organisatorische Beziehungen der Monotremen zu den Marsupialiern in obigem Sinne als Konvergenz-Erscheinungen zu deuten sind oder ob die Monotremen sich erst später abgesondert haben, als die Paratheria sich schon zu haplodonten Säuge-

Fig. 216. Ornithorhynchus paradoxus Blumenbach. Das Schnabeltier australischer Flußgebiete.

Fig. 217. Echidna hystix Cuv. Neuholland. Bauchfläche eines Weibchens mit der Bauchtasche zur Aufnahme der Jungen. (Nach Haacke.)

tieren entwickelt hatten, wird wohl immer fraglich bleiben. Mir scheint es namentlich im praktischen System richtiger, sie als jüngsten aberranten Seitenzweig der Paratherier aufzufassen. Ihre beiden Vertreter Ornithorhynchus und Echidna sind in sehr verschiedenen Richtungen spezialisiert und als Vertreter von Unterordnungen aufzufassen.

VII. Hauptklasse **Mammalia** Aristotcles.

Durch die Ausscheidung der Paratheria wird die Klasse der Säugetiere wieder zu einem eng geschlossenen Formenkreise, der durch eine Menge charakteristischer Kennzeichen systematisch zusammengehalten wird. Fast alle erfuhren bisher durch die Einreihung der Monotremata eine bedenkliche Lockerung. Nunmehr ergibt sich unter vollem Einschluß aller fossilen Formen folgende

Definition: Mammalia sind lungenatmende, warmblütige, in der Regel behaarte Tetrapoden mit großem Gehirn, einfacher Nase, doppeltem (diplopalatinem) Gaumen und doppeltem Condylus, bei deren lebenden Vertretern das Herz mit doppelter Kammer und Vorkammer versehen ist, die Ontogenie mit Amnion und Allantois meist ganz im Uterus erfolgt und nach der Geburt durch Säugung gefördert wird.

Ihr Skelett ist kräftig verknöchert und jeder Knochen energisch geformt, Unterkiefer, Wirbel, Schulter und Beckengerüst in sich fest verwachsen. Schädel mit großer Gehirnregion, weiten einfachen Durchbrüchen, ohne Epidyse, mit doppelten Condylen, diplopalatinem Gaumen, kleinen Pterygoiden, ohne Transversa und Parasphenoid, ohne Postnasalia, Postorbitaria, Posttemporalia; Unterkiefer ohne selbständige Splenialia, Angularia, Supraangularia und Complementaria. Zähne thecodont befestigt, auf den äußeren Kieferrand beschränkt; die Backzähne kompliziert geformt, die hinteren mehrwurzelig. Wirbelkörper mit flachen Epiphysen, mit den oberen Bögen fest verwachsen. Scapulare und Coracoid zu einer Scapula verwachsen, Interclavicula fehlt, ebenso fehlen die Cleithra. Rippen im hinteren Teil des Rumpfes rückgebildet. Becken mit geschlossener Pfanne, distal verbreiterten Pubis und Ischia. Im Sacrum bei normaler Funktion 3 und mehr Wirbel verwachsen. In den Gliedmaßen praevalieren Radius und Tibia vor Ulna und Fibula. Ulna normal mit Olekranon.

Die Metapodien öfters verwachsen, die Zehenformel 2.3.3.3.3 nur bei marinen Typen überschritten.

Trias bis jetzt, häufig erst seit dem Tertiär.

Die Mammalia stammen von Paratherien ab und wohl von deren typischen Vertretern, den Theriodontiern, die vornehmlich in der oberen Trias Südafrikas verbreitet sind. Die Säugetiere haben erst im Tertiär die anderen Klassen der Tetrapoden verdrängt und sich namentlich auf dem Festlande heimisch gemacht. Als Lauf-, Sprung-, Kletter-, Grab- und Schwimmtiere haben sie fast alle guten Nährplätze erobert; nur ihre fliegenden Vertreter haben gegenüber den Vögeln zurückstehen müssen. Der vielseitigen Anpassung entspricht eine große Mannigfaltigkeit der Formen, deren stammesgeschichtliche Zusammenhänge wenigstens bei den niederen Vertretern noch nicht aufgeklärt sind.

Ihre systematische Einteilung auf Grund der Embryonalentwicklung ist gegenüber den älteren Formen undurchführbar, und die systematische Verwertung des Beutels erscheint ebenfalls bedenklich, da auch andere als die Beuteltiere Beutelanlagen besitzen, und der Besitz des Beutels wohl eine allgemeine Entwicklungsphase der Mammalität bedeutet.

Die Ausscheidung der Monotremata ermöglicht ihre sehr divergenten Vertreter auf einige große Formenkreise zu verteilen. Klar hebt sich jetzt allmählich der Zusammenhang der höher entwickelten Typen heraus, die hier als Holotheria zusammengefaßt sind.

Die systematische Gliederung der Säugetiere ist seit den letzten Jahrzehnten nicht mehr zur Ruhe gekommen. Immer neue Formen der Vorzeit wurden bekannt; sie wiesen Beziehungen oft zu verschiedenen Abteilungen der lebenden auf, und wurden oft allzueilig als Stammformen der letzteren ausgegeben. Eine ausgezeichnete Darstellung dieser Wandlungen und des Entwicklungsganges des Säugetiersystems hat soeben W. K. Gregory[1]) gegeben. Indem ich auf diesen gründlichen Bericht verweise, möchte ich nur folgende bedeutsamen Etappen der neueren Geschichte unserer Forschung hervorheben. Von den Einteilungen, die nur die lebenden Formen berücksichtigen, sehe ich ab, dagegen ließen sich die auf die Monotremen bezogenen Abteilungen hier nicht ganz beiseite stellen. R. Owen hielt die Einteilung in Placentalia und Implacentalia aufrecht. Während letztere außer den Monotremen nur die Marsupialia enthalten, teilt er die Placentalia nach der Ausbildung ihres Gehirns in Archencephala (Homo), Gyrencephala (Unguiculata, Ungulata, Mutelata (Sirenia, Cetacea) und Lissencephala (Bruta, Chiroptera, Insectivora, Rodentia) ein.

---

[1]) The Orders of Mammals (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. XXVII. New-York 1910).

Gill[1]) suchte 1870 die hier noch ganz unsicheren genetischen Beziehungen klarer zum Ausdruck zu bringen und unterschied drei Unterklassen Monodelphia: I „primate series“ (Anthropoidea, Lemuroidea), II „feral series“ (Fissipedia, Pinnipedia, Cetacea), III „Insectivore series“, IV „Ungulate series“, V „Rodent series“, VI „Edentate series“. Dann folgte die Unterklasse der Didelphia, die alle Marsupialia umfaßte, und die Unterklasse der Ornithodelphia (Monotremata).

Huxley[2]) unterschied 1880 zunächst folgende Stadien der Entwicklung des Säugetierastes: Hypotheria, deren Vertreter wir noch nicht kennen, Prototheria (die durch die Monotremen repräsentiert werden), Metatheria (zu denen die Marsupialia gehören) und Eutheria, die sich also mit den Placentalia der älteren Autoren im Umfang deckten. Diese Eutheria werden nun gegliedert in Edentata, Chiroptera, Carnivora, Cetacea, Insectivora, Hyracoidea, Ungulata, Sirenia, Proboscidea, Rodentia, Lemuroidea, Primates.

Flower[3]) übernahm 1883 die drei Unterklassen der Ornithodelphia oder Prototheria, der Didelphia oder Metatheria und der Monodelphia oder Eutheria, und zerlegte die letzteren in 9 Ordnungen: I. Edentata, II. Sirenia, III. Cetacea, IV. Ungulata, V. Rodentia, VI. Chiroptera, VII. Insectivora, VIII. Carnivora, IX. Primates.

Zittel[4]) unterschied wieder als Unterklasse A Eplacentalia mit den Monotremata, Allotheria, Marsupialia, B-Unterklasse Placentalia mit den Edentata, Cetacea, Sirenia, Ungulata, Tillodontia, Rodentia, Insectivora, Chiroptera, Carnivora, Primates.

Cope[5]) übernahm Gill's Unterklassen der Prototheria und Eutheria und unterschied in den letzteren I. Didelphia, II. Monodelphia. Die letzteren wurden eingeteilt in Cetacea, Sirenia, Edentata, Chiroptera, Bunotheria (Pantotheria, Creodonta, Insectivora, Tillodontia, Tamiodonta), Carnivora, Ancylopoda, Taxeopoda, Taxodontia, Proboscidea, Diplarthra.

Die große Menge neuer auf mangelhaft bekannte Formen begründeten Ordnungen fossiler Tiere, die hier von Cope eingeführt wurden, mußte vorerst die Lust zu weiteren systematischen Gliederungsversuchen der gesamten Säugetiere unterdrücken.

---

[1]) On the Relations of the Orders of Mammals (Proc. Am. Assoc. Adv. Sc. 1870).

[2]) Th. Huxley: On the application of the Laws of Evolution to the Arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia (Proc. Zool. Soc. 1880).

[3]) Flower: On the Arrangement of the Orders and Families of existing Mammalia. (Proc. Zool. Soc. London 1883.)

[4]) Zittel: Handbuch der Paläontologie, Band IV, S. 61. München 1891.

[5]) Cope: Syllabus of lectures on Geology and Paleontology. (Univ. Pensylvania) 1891—98.

. Weber[1]) bemühte sich 1904 in seinem System der lebenden Säugetiere, die fossilen an der richtigen Stelle einzuordnen, und klärte das System dadurch, daß er einige, einander durch Konvergenz genäherte Formenkreise wie die Edentata in natürliche Verwandtschaftskreise zu zerlegen suchte. Dieses Bestreben ergab I. Unterklasse Monotremata, II. Unterklasse Marsupialia, III. Unterklasse Monodelphia. Diese enthalten nun die Insectivora, Chiroptera, Galeopithecidae, Tubulidentata (Orycteropus), Pholidota (Manis), Xenarthra (amerik. Edentata), Rodentia, Tillodontia, Carnivora, Cetacea, Perissodactyla, Artiodactyla, Condylarthra, Ancylopoda, Litopterna, Amblypoda, Toxodontia, Hyracoidea, Proboscidea, Sirenia, Prosimiae, Simiae, zu denen auch die Anthropomorphen gerechnet sind. Diese Ordnungen ergeben die große Zahl von 24 und haben damit an Übersichtlichkeit viel verloren.

Der genannte William K. Gregory, dem ich den größten Teil dieser Angaben entnommen habe, kam nun auf Grund eingehender Studien, namentlich der fossilen Formen Amerikas, 1910 zu folgendem System: A-Unterklasse Promammalia *Haeckel* (Protodonta *Osborn*), B-Unterklasse Prototheria *Gill*, *Huxley* (Monotremata), C-Unterklasse Theria *Parker* u. *Haswell* = Eutheria *Gill*. Die letzteren werden zerlegt in zwei „Infraclasses", für die uns ein deutscher Ausdruck zum Unterschied von Unterklasse fehlen würde, I. Metatheria Huxley (Triconodonta, ?Trituberculata, Marsupialia), II. Eutheria Huxley [= Monodelphia Blainv., Placentalia aut.] mit folgenden „Überordnungen": 1. Therictoidea (Insectivora, Ferae = Carnivora), 2. Archonta (Menotyphla, Dermoptera, Chiroptera, Primates), 3. Rodentia (Glires), 4. ?Edentata (?Tamiodonta, ?Tubulidentata, ?Pholidota, Xenarthra), 5. Paraxonia Marsh (Artiodactyla), 6. Ungulata (Protungulata, Amblypoda, Barytheria, Sirenia, Proboscidea, Hyraces, Embrithopoda, Notoungulata, Mesaxonia), 7. Cetacea. Abgesehen von den vielerlei Klärungen, die dieses System in der Beurteilung einzelner fossiler Ordnungen bringt, liegt ein wesentlicher Fortschritt desselben darin, daß in den deutsch nicht zu übersetzenden Begriffen der Infraorders neue phyletische Zusammenhänge der alten Ordnungen zum Ausdruck gebracht werden. Im besonderen sind dann namentlich die Formenkreise der Ungulata in ihre phyletischen Bestandteile zerlegt.

Da uns aus dem ganzen Mesozoicum fast nur Zähne und Kieferteile überliefert sind, und im ältesten Tertiär, wo günstige Chancen paläontologischer Überlieferung einsetzen, schon die meisten Ordnungen der Mammalia differenziert sind, so kann die Stammesgeschichte dieser

[1]) Weber: Die Säugetiere. G. Fischer, 1904.

Klasse nur sehr lückenhaft und unbefriedigend sein. Von den Ahnenreihen der Gruppen fehlt meist jede Spur.

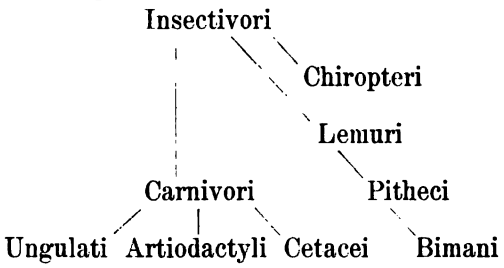
Immerhin haben sich einige entwicklungsgeschichtliche Tatsachen und einige Formenreihen schon jetzt klar herausgehoben. Die Stellung der Insectivoren vorwärts zu den Chiropteren, Lemuren und Carnivoren, rückwärts zu den Didelphiden bietet uns einen sicheren Pfad durch das Labyrinth von Formenkreisen. Wir haben:

Wurzel: Theriodonte Paratheria.

Mammalia.

Stammreihe: Polyprotodonte Marsupialia.

Hauptreihe:



Wenig Formenkreise werden in dem Sinne monophyletisch sein, daß sie aus einem Elternpaare hervorgingen. Möglich ist das allenfalls bei Typen, die durch Metakinese[1]) entstanden sind, wo ein, bestehende Dissonanzen der inneren Organisation auslösender individueller Umschlag als zweckmäßig und bequem sofort erbliche Konstanz erlangte. Auf allen übrigen Wegen der Entwicklung werden mehr oder weniger große Formenkreise als Ausgangspunkt neuer in Betracht kommen. Findet die Umbildung auf epistatischem, also „miogenetischem" Wege statt, so würde ein unreifes Jugendstadium den Ausgangspunkt bilden. Die Ursache zur Entwicklungshemmung, die wohl meist in äußeren Umständen zu suchen ist, kann aber verschiedene Arten oder noch breitere Formenkreise betroffen und auf das gleiche Jugendstadium zurückgeführt haben. Die aus solchen dann weiter entwickelten Formenreihen werden die verschiedene Herkunft nun schwerlich erkennen lassen, ihre Ahnen werden aber immerhin in engem Kreise zu suchen sein.

Noch weniger monophyletisch werden solche Abteilungen sein, die aus einer orthogenetischen Weiterentwicklung älterer Phasen mehr oder weniger langsam entstanden sind, wo aber der Organisationsänderung nur ein Weg der Fortbildung offen stand.

---

[1]) O. Jaekel: Über verschiedene Wege der phylogenetischen Entwicklung. G. Fischer, Jena 1910.

Wenn sich also normal gebaute kleine Säugetiere günstig weiter entwickelten, d. h. wenn sie sich gut ernährten und kräftiger wurden und sich demnach an immer größere Beutetiere heranwagten, so konnten aus verschiedenen der leistungsfähigsten „Insectivoren" die größeren und kräftiger organisierten „Carnivoren" hervorgehen. Die Einheit solcher Abteilungen wird von der Organisationsbreite ihrer Vorfahren abhängen. Sie können monophyletisch im weiteren Sinne sein, aber sie können auch polyphyletischen Zuwachs aus anderen Formenreihen erhalten haben.

Ein solcher Fall trifft anscheinend zu für die bisher für einheitlich gehaltene Gruppe der Huftiere oder Ungulata. Ziemlich breit ist offenbar die physiologische Basis für den Übergang von der carnivoren zur herbivoren Lebensweise. Während die Zähne hierbei eine Anzahl gleicher Merkmale annehmen, kann die Bewegung und damit die Gestaltung der Füße trotz gewisser Anpassungen sehr verschiedene Bahnen der Entwicklung einschlagen. Während die Huftiere bisher eine systematische Einheit bildeten, ist durch die neueren Untersuchungen amerikanischer Paläontologen, die W. K. Gregory jetzt einheitlich verarbeitet hat, höchst wahrscheinlich gemacht, daß die Artiodactylen, zu denen die Anthracotheridae, Hippopotamidae, Suidae und die Wiederkäuer gehören, sich selbständig von alttertiären oder cretaceischen Vorfahren abgezweigt haben und mit den übrigen „Huftieren" in keinem phyletischen Konnex stehen. In solchem Falle ist ein polyphyletischer Typus noch zerlegbar, wenn er wenigstens in gewissen Organisationsverhältnissen die hereditären Eigenarten ungestört behalten konnte. Wenn dagegen Raubtiere ihre Jagdgründe vom Land in das Wasser verlegten und sich in diesem heimisch machen mußten, so wird mit der Möglichkeit zu rechnen sein, daß verschiedene Formenkreise durch die Anpassung an die alles umgestaltenden Lebensbedingungen so beeinflußt wurden, daß sie sehr bald einen eng geschlossenen Habitus annahmen. Cetaceen und andere Wassertiere, wie zum Beispiel die Phoken, erscheinen als enge Einheiten, und wir werden schwerlich in die Lage kommen, jemals eine eventuelle Polyphylie bei ihnen nachweisen zu können. Denn wenn uns auch wirklich aus ihren ältesten Formenkreisen eine relativ große Zahl von Resten bekannt werden sollte — solche Übergangstypen sind ja immer individuenarm gewesen und schon deshalb äußerst selten — so wird über die Beurteilung solcher Funde schwerlich Einigkeit zu erzielen sein. Die einen werden sie noch gar nicht zu den neu werdenden Formenkreisen rechnen wollen, andere werden sie für aberrante Einzelformen erklären. Solche vielleicht sehr polyphyletische Typen werden also für unser System monophyletisch bleiben.

Monophyletisch und polyphyletisch sind also keine festen Begriffe und praktisch nicht zu trennen. Wir sind auch hier überall zu Kompromissen gezwungen, nicht nur zu Kompromissen zwischen der systematischen Klarstellung einer Form und der Unsicherheit ihrer Phylogenie, sondern selbst zu Kompromissen zwischen systematischer Anordnung und klargestellten Wegen der phyletischen Entwicklung.

Die Hauptschwierigkeit einer Kongruenz der systematischen mit der phyletischen Aneinanderreihung der Formen liegt darin, daß jene — wenigstens in der bisher üblichen Art — die Formenkreise in eine Reihe hintereinander schob, während die natürliche historische Entwicklung in verschiedenen Reihen divergierend erfolgte. Wir müssen also, wenn wir System und Phylogenie in bessere Übereinstimmung bringen wollen, vor allem, wie dies hier geschehen ist, die einreihige Anordnung im System aufgeben.

Der mehrfach in Einzelgebieten gemachte Versuch, diesem Zweck durch alternierende Buchstaben und Nummerbezeichnungen gerecht zu werden, hat sich deshalb wenig bewährt, weil solche Zahlen keine Begriffe sind und keine konkreten Erinnerungsbilder hinterlassen. Sie sind nützlich im einzelnen, um eine Menge in richtiger Folge zu ordnen, aber als begriffliche Erinnerungsbilder sind Bezeichnungen vorzuziehen wie Stammast, Hauptast, Nebenast, Hauptreihe, erste, zweite Nebenreihe usw., deren Folge dann mit verschiedenen Buchstaben- und Zahlenreihen geklärt werden kann. Wir würden nun die phyletisch sicher gestellten Beziehungen innerhalb der Säugetiere nach Ausscheiden der Monotremata in folgender Weise zum Ausdruck bringen können:

Klasse **Mammalia.**

1. Stufe. Unterklasse Miotheria.

Hauptordnungen:	Nebenordnungen:	
I. Haplodonti	Iα Multituberculati	
	Iβ Diprotodonti	

2. Stufe. Unterklasse Mesotheria.

II. Insectivori	IIα Rodentii	
	IIβ Tillodontii	
	IIγ Xenarthri	Edentati
	IIδ Tubulidentati	Edentati
	IIε Pholidoti	Edentati
	IIζ_1 Prosimiae	Primates L.
	$_2$ Simiae	Archonta
	$_3$ Bimani	Greg.

3. Stufe. Unterklasse Holotheria.

III. Carnivori
- IIIα Cetacei
- IIIβ Artiodactyli
- IIIγ_1 Ungulati
- γ_2 Sirenii

Wie anderwärts so liegen auch hier nur wenige Typen in der Hauptrichtung der Entwicklung, die meisten Formenkreise sind von der Hauptrichtung abgewichen und in Seitenrichtungen gedrängt. Die römischen Zahlen mit dem Zusatz der grieehischen Buchstaben verweisen dabei auf die vermutliche Ausgangsgruppe, der Wechsel der griechischen Buchstaben α, β, γ auf die Selbständigkeit, ihre Gleichheit z. B. IIγ_1, IIγ_2 auf den phylogenetischen Zusammenhang der Nebenordnungen.

1. Stufe. Unterklasse **Miotheria** m.

Niedrig organisierte kleine Landtiere, mit kleinem nur in jüngster Zeit angewachsenem Gehirn, schmaler Schädelkapsel, flachem Schädeldach, mit wenig spezialisiertem Gebiß, das bei normaler Ausbildung zahlreiche einfach gebaute Backzähne aufweist. Vermutlich waren alle Beuteltiere, deren Entwicklung ohne Allantois erfolgte.

Dadurch, daß sich anscheinend auch hier schon in früher Zeit von den normalen Insekten und Fleischfressern frugivore Typen absonderten und fremdartig spezialisierten (Multituberculata, Diprotodonta) und von den fossilen Formen fast nur Kieferfragmente bekannt sind, läßt sich eine umfassende Definition dieses Formenkreises zurzeit noch nicht geben.

I. Hauptordnung **Haplodonti** m.

Unter diesem Namen möchte ich in erster Linie Osborns Protodonta und Triconodonta zusammenfassen, d. h. aus ersteren nur den normal gerichteten Teil der Formen, nicht den aberranten, der nach Osborns Einteilung zu den Monotremen überleiten sollte. Ich konnte in dieser Verquickung des Wunsches, die Monotremen als niederste an die Spitze der Mammalia zu bringen, mit dem unverkennbar richtigen Hauptprozeß der Zahnentwicklung der Säugetiere keinen Nutzen erblicken, und habe deshalb die Monotremen lieber zu den Paratherien als zu den echten Mammalia gestellt. Als Protodonta kämen dann zunächst nur die beiden triassischen Kieferreste in Betracht, die als Dromatherium und Microconodon beschrieben sind. Sie stehen an der Grenze zwischen Cynodontiern und Triconodontiern, und wenn wir ihnen als Stammtypen der Säugetiere einen höheren Wert beilegen als den Cynodontiern, so

können wir uns dabei nur auf ihr Gebiß und ihre geringe Größe stützen, sondern auch darauf, daß Cynognathus u. a. durch ihre sonderbare Rippenbildung und einige andere Merkmale nicht unmittelbar als Stammformen der jüngeren in Betracht kommen.

Haplodonti sind primitive mesozoische Mammalia mit heterodontem Gebiß, 4—3 Incisiven, einem Canin, zahlreichen Backzähnen, die vor und hinter einem Hauptkegel Nebenkegel und deren hintere z. T. schon die Bildung eines Innenkegels aufweisen. Die Reihe der Incisiven ist nicht abgeknickt. Die Backzahnspitzen sind komprimiert oder gerundet im Querschnitt, die hinteren Unterkieferknochen rudimentär. Der Coronoidfortsatz ist breit. Wahrscheinlich waren alle Beuteltiere.

1. Unterordnung †Protodonti Osborn.

Backzähne sehr zahlreich, komprimiert, ohne Innenkegel. Nur Reste des Unterkiefers erhalten. Microcondon und Dromatherium, Trias.

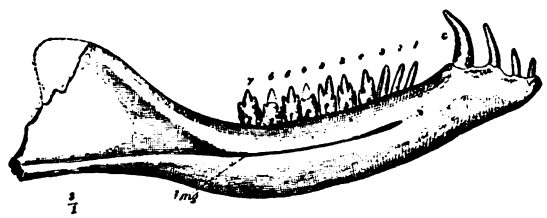


Fig. 218. Dromatherium sylvestre Osb. Ob. Trias. Nord-Carolina. $^2/_1$. (Nach Osborn.)

2. Unterordnung †Triconodonti Osborn.

Zahnbau mehr kompliziert. Backzähne mit gerundeten Spitzen und die hinteren mit Innenkegel. Amphilestes, Phascolotherium und Triconodon im Jura.

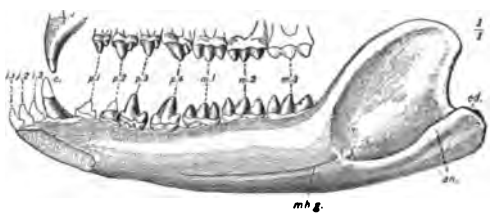


Fig. 219. Triconodon mordax Owen. Oberster Jura. Purbeck, England. $^2/_1$ (Nach Osborn.)

Anscheinend führte die Entwicklung von den Protodonten in diesem Sinne durch die Triconodonten und Trituberculaten Osborns direkt zu den polyprotodonten Marsupialiern über, die wir hier kürzer als Didelphii bezeichnet haben. Ob jene älteren mesozoischen Typen Beuteltiere

waren, läßt sich nicht feststellen, aber sehr wohl annehmen, da die Verquickung der Jungen mit der Bauchfläche der Mutter und damit also die Mammalität am leichtesten verständlich wird, unter der Annahme einer Beutelbildung. Diese scheint allerdings bei den Beuteltieren stärker spezialisiert zu sein, als wir dies für Vorfahren aller Mammalia anzunehmen brauchen. Leider ist bei den älteren Haplodonten das hinterste Ende des Unterkiefers nicht erhalten, so daß auch bisher nicht festzustellen war, ob dasselbe die für die lebenden Beuteltiere charakteristische Einbiegung des unteren Fortsatzes besaß.

3. Unterordnung Trituberculati Osborn.

Der Unterkiefer anscheinend einheitlich ossifiziert. 8—6 Molaren, 5—4 Praemolaren vorhanden. Die oberen Backzähne in der Kieferachse verlängert, ihre Spitzen durch Bildung winkliger Falten zu Kauzähnen, tuberculo-sectorialen Typen, modifiziert. Hierhin gehören jurassische Formen wie Amphitherium, Amblotherium, Dryolestes, und einige cretaceische Reste.

4. Unterordnung Didelphii, Opossums.
Polyprotodontia Owen im eng. Sinne.

Kleine ursprünglich wohl baumbewohnende bekrallte Vierfüßler mit Beutel und kleinem Gehirn, meist ohne Placentabildung (Eplacentalia) mit eingebogenen hinteren Kieferwinkeln, mit normal gegliedertem Gebiß mit zahlreichen einfach gefalteten Molaren.

Früher weit verbreitet, sind sie gegenwärtig auf Australien beschränkt mit Ausnahme der Didelphiden oder Beutelratten, die in Südamerika leben und früher auch in Europa heimisch waren.

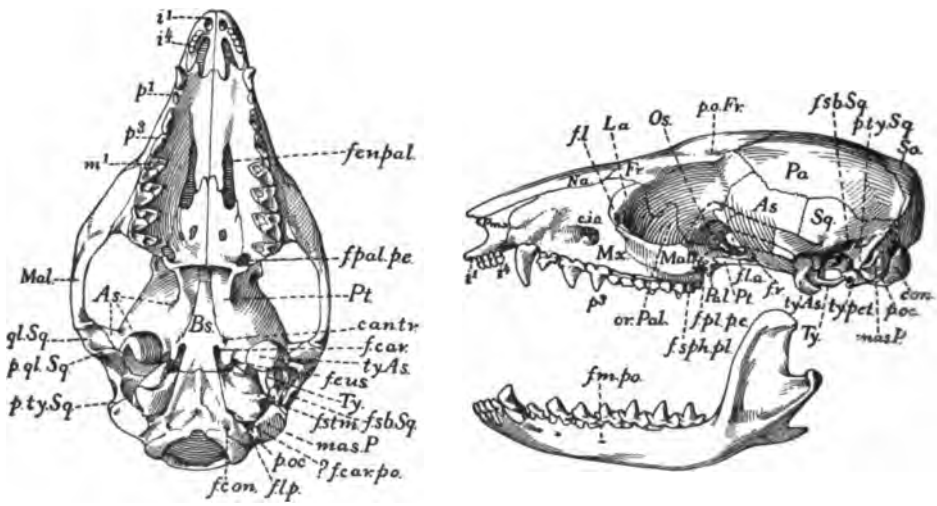


Fig. 220. Schädel von Marmosa simonsi. (Nach W. K. Gregory.)

Hierher gehören wahrscheinlich einige Reste aus der oberen Kreide Nordamerikas, wie Didelphops und Pediomys und die z. T. schon tertiären Didelphiden mit Marmosa als einfachster Form, Dasyuriden, Myrmecobiiden, Thylaciniden, Notoryctiden und Perameliden.

Fig. 221. Dasyurus viverrinus Geoffr. Lebend. Australien, Vandiemensland. (Nach Vogt u. Specht.)

Fig. 222. Myrmecobius fasciatus Waterh. Lebend im südwestlichen Australien. (Nach Lydekker.)

Iβ Nebenordnung **Multituberculata** Cope.

Die Stellung dieser Ordnung erscheint mir insofern fraglich, als sie sich möglicherweise nicht erst von den haplodonten, sondern schon früher selbständig von Theriodontiern mit breiten mehrhöckerigen Zähnen abgeleitet haben könnte, bevor noch deren Gebißtypus durch

Ausbildung der Caninen präzisiert war. Da aber andererseits die uns bisher bekannt gewordenen Reste den Typus echter Säugetiere zu haben scheinen, so scheint es mir richtig sie hier anzureihen. So wenig bedeutsam diese Frage in phylogenetischer Hinsicht ist, so wichtig ist sie für das System. Wenn wir die Multituberculata zwar als Säugetiere aber als selbständige Nachkommen der gomphodonten Theriodontier ansehen müßten, so würden sie systematisch dem ganzen übrigen Säugetierstamm gegenübergestellt werden müssen. Die dann gegenübergestellten beiden Abteilungen müßten im Range von Unterklassen besondere Bezeichnungen erhalten. Dann würden die des Hauptastes wohl zweck-

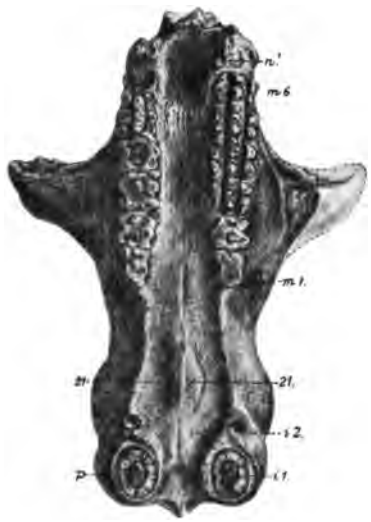


Fig. 223. Tritylodon longaevus Ow. Obere Trias. Basuto-Land, Südafrika. $^2/_3$ nat. Größe. (Nach Owen.)

mäßig als Eutheria, die Multituberculaten und ihre Nachkommen als Allotheria Cope bezeichnet werden können. Fraglich ist ferner, wie auch Gregory soeben in seinen Orders of mammals hervorgehoben hat, ob sie zu den diprotodonten Marsupialiern in ancestralem Konnex stehen, oder ob hier nur gleichgerichtete Anpassungen vorliegen. Es schien richtig in dieser Beziehung noch Vorsicht walten zu lassen. Hierhin gehören Trias-Formen wie Tritylodon und Triglyphis, jüngere Typen wie Bolodon und Plagiaulax, Ctenacodon, Meniscoessus, Neoplagiaulax und Polymastodon, ihre letzten Vertreter im untersten Tertiär.

Die Multituberculati sind kleine wahrscheinlich frugivore Säuger, deren Molaren mit Höckern in mehreren Reihen versehen sind, Eckzähne fehlen, ein Paar Schneidezähne, vermutlich J_2 eckzahnartig vergrößert.

Iβ Nebenordnung **Diprotodonti** Owen.

Herbivore vierfüßige z. T. hüpfende Marsupialier mit einem vergrößerten Schneidezahn, keinem Eckzahn, persistenten Prämolaren, Molaren mit 4 Höckern oder zwei Querjochen. Hierhin gehören die australischen Känguruhs oder Macropodidae, Phalangeriden, Tarsipediden, Phascolomyiden, Diprotodontiden, Thylacoleoniden, sowie deren unmittelbare Vorfahren, die sich in China, Europa und Amerika gefunden haben, ferner eine Anzahl älterer ausgestorbener Typen, die einen Übergang von den Didelphii zu den Diprotodonten zu begründen scheinen, wie namentlich Perameles in der Kreide und Propolymastodon im Tertiär Amerikas, und als typische Diprotodonten die Epanorthiden und Garzoniiden im Tertiär Amerikas.

Fig. 224. Halmaturus Parryi, ein Känguruh von New-Süd-Wales, Australien. (Führer d. Brit. Mus. Nat. Hist.)

2. Stufe. Unterklasse **Mesotheria** m.

Kleine, selten große, insectivore, omnivore oder herbivore Landbewohner mit mäßig kräftigem Gebiß, das in einzelnen Zähnen sehr spezialisiert sein kann, aber im ganzen auf keiner großen Höhe steht. Gliedmaßen mäßig spezialisiert, Metapodien selbständig, die 5 Zehen in der Regel normal entwickelt, mit festen Krallen oder Plattnägeln versehen. Haut behaart, bisweilen gepanzert. Gehirn sehr verschieden hoch entwickelt, Ontogenie mit Allantois und normaler Säugung.

II. Hauptordnung **Insectivori,** Insektenfresser.

Die Insektenfresser schließen sich eng an die Triconodonten (I2) und die Didelphiden (I4) an. Ihr engenetischer Fortschritt gegenüber

den genannten liegt in der stärkeren Ausbildung des Gehirns in der Reduktion der Zahnzahl, in der Komplikation der Backzähne und in der Reduktion der marsupialen Durchgangscharaktere des Säugetierstammes. Ihre besonderen Kennzeichen sind folgende:

Kleine meist pentadactyle und plantigrade Krallenträger mit normalem Gebiß $\frac{2.1.4.4—3}{3.1.4.4—3}$. Eckzähne klein. Backzähne meist vier- oder fünfspitzig. Milchgebiß normal. Gehirn klein Meist Claviculae und Foramen radiale am Humerus vorhanden. Pollex und Hallux nicht opponierbar. Meist versteckt z. T. im Wasser lebend. Bei den lebenden ist der Uterus zweihornig, die Testikel präpenial gelegen.

Fossil erst seit dem Tertiär sichergestellt; jetzt in Nordamerika, Eurasien und Afrika verbreitet. Hierhin gehören die Unterordnungen

Unterordnung Menotyphla Haeckel

mit den auch fossil gefundenen Cladobatidae (Fig. 225) Asiens und den Macroscelidae Afrikas.

Fig. 225. Cladobates (Tupaja)tana Wagn. Skelett aus Gregory. Lebend. $^1/_2$. Sumatra. (Nach Blainville.)

Unterordnung Lipotyphla Haeckel

mit den tertiären Pantolestidae, den Talpidae (Maulwürfe), Soricidae (Spitzmäuse), den †Leptictidae, Erinaceidae (Igel), Potamogalidae, †Apternsdontidae, Centetidae, Chrysochloriden und †Necrolestiden.

Fig. 226. Centetes ecaudatus Wagn. Lebend in Madagaskar. $^1/_3$. (Nach Pander und d'Alton.)

Fig. 227. Erinaceus europaeus L., der gemeine Igel Europas. (Nach einem Exemplar des Brüsseler Museums.)

Fig. 228. Chrysochloris trevelyani (Goldmull). Lebend Südafrika. (Nach Günther.)

Als weitere Unterordnungen gehören hierher, wie ich dem eben erschienen Buche H. F. Osborns: „The age of mammals" entnehme, die alttertiären †Hyopsodonti mit Hyopsodus und die †Proglires, die an Diprotodonten und Rodentier erinnern, mit den Familien der Apatemyidae (Apatemiys, Uintasorex, Trogolemur) und die †Mixodectidae (Mixodectes, Olbodotes, Indrodon, Cynodontomys, Microryops).

IIα Nebenordnung **Chiropteri,** Fledermäuse.

Carnivore oder frugivore Nachkommen der Insectivoren, deren Arme durch Verlängerung der 2—5 Finger und zwischengespannte Flughäute zu Flügeln umgebildet sind. Gehirn ziemlich groß. Gebiß normal, Back-

zähne tritubercülär oder bogig gefaltet, Prämaxillen und deren Incisiven bisweilen in Rückbildung. Uterus mehr oder weniger zweiteilig.

Die fast 600 lebenden Arten verteilen sich auf die beiden Unterordnungen der

a) Megachiroptera, zu denen die Pteropodidae oder fliegenden Hunde gehören und

Fig. 229. Pteropus sp. Skelet. (Nach Pander und d'Alton.) Sunda-Inseln.

Fig. 230. Pteropus, der fliegende Hund, in Hängelage fressend. (Nach J. Wolf.)

b) Microchiroptera die Kleinfledermäuse mit den z. T. schon tertiären Familien der Rhinolophiden, Phyllostomidae, Emballonuridae, Natalidae und Vespertilionidae.

IIβ Nebenordnung **Galeopitheci,**

die auf den lebenden Galeopithecus basiert ist, der früher zu den Lemuren gerechnet wurde, aber nach neueren Forschungen einen eigenen Typus repräsentiert, da er sich nicht nur durch die sonderbare Flughaut sondern auch durch andere Merkmale wie eigene Zahnformel $\frac{2.0.3.3}{2.1.3.3}$ unterscheidet, die allerdings in ihrer Beurteilung Schwankungen unterliegt.

Fig. 231. Galeopithecus volans L., der Flattermaki. Lebend. Sundaarchipel und Philippinen. $^1/_4$. (Nach Pander und d'Alton.)

IIγ Nebenordnung **Prosimiae.**

Die an die Insectivoren angeschlossene Nebenordnung der Halbaffen steht in engem verwandtschaftlichem Konnex mit den Simiae, und weil sie damit die bedeutsamste Entwicklungsreihe des Tierreiches einleitet, die schließlich zum Menschen führte, so hat man diese Seitenreihe zusammenfassen wollen und sie als Primates oder Archonten bezeichnet. Wir konnten derartige geschlossene Seitenäste des Stammes systematisch als eigene Abteilung zusammenfassen, aber eine besondere Veranlassung zu ihrer Begründung war eigentlich nur darin gegeben, daß wir in diesem Falle die Ahnenreihe der Anthropoiden früher nur bis zu den Halbaffen oder Lemuren zurückverfolgen konnten. Nachdem wir diesen Stammbaum jetzt rückwärts mindestens bis zu den Insectivoren fest-

stellen können, und verschiedene primitive Lemuren noch kaum höher als Insectivoren entwickelt sind, ist die untere Grenze einer so begrenzten Überordnung rein willkürlich. Bedeutsam bleibt aber die Tendenz dieses Seitenastes, das Gehirn sehr zu vergrößern und dabei den Schwerpunkt der Entwicklung vom Körper auf den Geist zu verlegen. Aber auch hierin bilden die Lemuren keine scharfe Grenze. Wir betrachten also die Ordnungen der Lemuren, Simiae und der Bimani als selbständige Ordnungen und bringen ihren genetischen Zusammenhang durch ihre Buchstabenbezeichnungen IIγ 1—3 zum Ausdruck.

Die Prosimiae sind vierfüßige herbivore Baumbewohner mit langem, nicht zum Greifen dienendem Schwanz, großem Gehirn, der Zahnformel meist $\frac{2.1.3.3}{2.1.3.3}$. Die Endzehen meist mit Plattnägeln besetzt. Hallux und Pollex opponierbar. Orbita hinten geschlossen.

Fig. 232. Tarsius tarsius Erxl. Lebend. Ostindien. (Nach Burmeister.)

Die gegenwärtig in der Umgebung des Indischen Ozeans besonders in Madagaskar verbreiteten Tiere sind dicht behaart und meist Nachtschwärmer.

M. Weber teilt die Prosimiae in zwei Unterordnungen, von denen die

Unterordnung Tarsii Weber

die primitivste Form umfaßt (Fig. 232).

Augen riesig vergrößert, Gehirnmasse nach hinten gedrängt. Untere Incisiven aufrecht. Tibia und Fibula im Unterschenkel verschmolzen. Calcaneus (Fersenbein) und Naviculare verlängert. Tarsius bildete vielleicht den Ausgangspunkt für die Simiae, als fossile Vertreter dieses Typus kommen in Betracht die Anaptomorphidae mit Anaptomorphus, Necrolemur u. a. im Eozän von Nordamerika. Eine sehr primitive Stellung auch gegenüber den Lemuren nehmen die Notharctidae mit Notharctus und Polycodus im unteren Eozän Nordamerikas ein.

Unterordnung Lemuri, Lemuren

mit niederliegenden Schneidezähnen und Eckzahn im Unterkiefer. Orbita mit weitem hinterem Durchbruch. Tibia und Fibula getrennt. Hierher gehören verschiedene fossile Formen seit dem Tertiär; außer den genannten Notharctidae die Adapidae mit Adapis und Plesiadapis, ferner die lebenden Familien der Lemuriden und Nycticebiden sowie die etwas abseits stehenden Chiromyiden.

Fig. 233. Schädel von Megaladapis madagascariensis Forsyth Mayor, ein Adapide des Quartärs von Madagaskar. 1/4. (Nach einem Modell des Brit. Mus. (Nat. Hist.).)

Fig. 234. Lemur mongoz L. Lebend. Madagaskar. $^1/_7$.
(Nach Pander und d'Alton.)

IIγ_2 Nebenordnung **Simiae**, Affen.

Stark behaarte, baumbewohnende, geschwänzte Vierfüßler mit großem Gehirn, opponierbarem Hallux, mit separatem Zwischenkiefer. Die Arme kürzer als die Hinterbeine. 5 Finger und 5 Zehen, die in der Regel mit Plattnägeln an den Endgliedern besetzt sind. Zahnformel $\frac{2.1.3—2.3—2}{2.1.3—2.3—2}$.

Die Affen zerfallen in

a) Unterordnung Platyrhini, Breitnasen,

Affen von Süd-Amerika, mit breitem Nasenseptum. Hapalidae, Cebidae.

Fig. 235. Ateles ater Cuv. Ecuador und Peru. (Nach Beddard.)

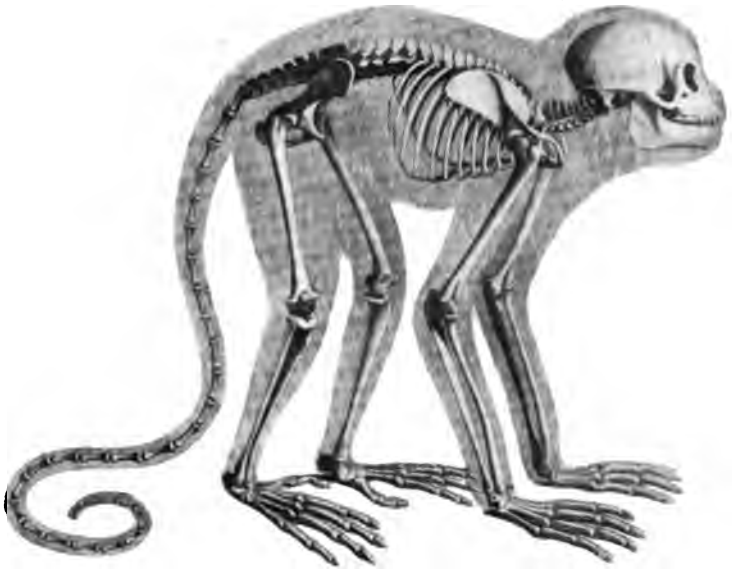


Fig. 236. Skelett von Ateles beelzebuth Geoffr. Im nördlichen Südamerika. (Nach Pander und d'Alton.)

b) Unterordnung Catarhini, Schmalnasen,

Affen der alten Welt, mit schmalem Nasenseptum und der Zahnformel $\frac{2.1.2.3}{2.1.2.3}$. Arme kürzer als Beine. Schwanz meist lang. Gesäßschwielen vorhanden.

Fig. 237. Vorderansicht eines Schädels von Mesopithecus pentelici Beyrich. Miocän. Pikermi b. Marathon. $^3/_4$. (Nach Beyrich.)

Hierhin gehören von lebenden die Meerkatzen, Paviane, Makake, Stummelaffen und Schlankaffen der alten Welt, von ausgestorbenen Formen des jüngeren Tertiärs Oreopithecus, Mesopithecus, Dryopithecus.

IIγ_3 Nebenordnung **Bimani.**

Schwanzlose, teilweise aufrecht gehende Affen und der Mensch. Die extreme Vergrößerung des Gehirns als Sitz unseres Denkvermögens unterscheidet den Menschen nur graduell von seinen unmittelbaren Verwandten, unter denen die schwanzlosen Affen dem Menschen anatomisch viel näher stehen als den geschwänzten Affen.

Die Bimani sind durch aufrechten Gang, Einlagerung des rudimentären Schwanzes in das Becken, kurzes Brustbein, gerundeten nicht

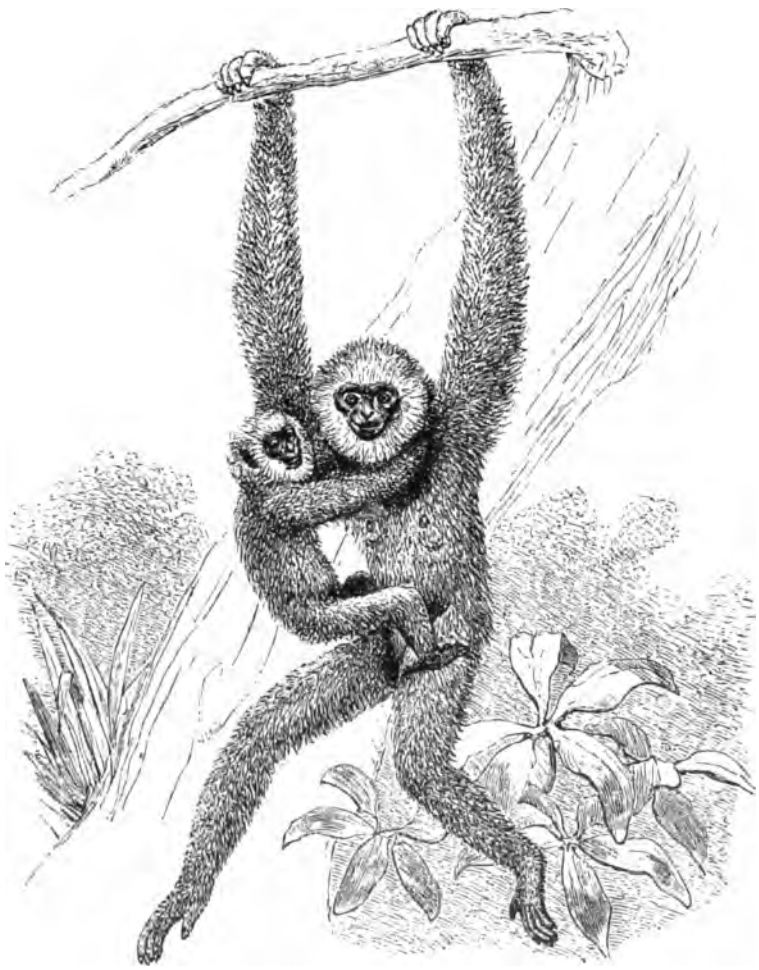


Fig. 238. Hylobates syndactylus Wagn., der Gibbon von Sumatra.

komprimierten Thorax, 16—18 Rumpfwirbel und die z. T. sehr lange Ausbildung der vorderen Gliedmaßen als Arme ausgezeichnet. Gesäßschwielen fehlen. Die Haare sind am Arm dem Ellbogen zugewendet. Coecum mit Wurmfortsatz. Oben 5, unten 4 getrennte Höcker auf den Backzähnen.

Hierhin gehören als

a) Unterordnung Hylobati,

für den Hylobates syndactylus, den Gibbon Südost-Asiens und der benachbarten Inseln (Fig. 238).

b) Unterordnung Paranthropi m.

Diese als Anthropomorphen im engeren Sinne bezeichneten Menschenaffen haben sich in anderen Richtungen entwickelt als das Menschengeschlecht, das vielleicht von Hylobatiden seinen Ausgang genommen hat. Es dürfte daher zweckmäßig sein, sie auch in der Kollektiv-Benennung aus der unmittelbaren Stammreihe des Menschen

Fig. 239. Anthropithecus (Simia L.) troglodytes Blumenbach sp., der Schimpanse (nach einer Photographie). 1/6

auszuschließen. Daher gab ich ihnen den Namen Paranthropi. Sie sind abgesehen von verschiedenen primitiven Affenmerkmalen, wie kleinerem Gehirn, totaler Behaarung, vortretendem Schnauzenteil und Erhaltung des Zwischenkiefers und Opponierbarkeit der großen Zehe, besonders durch starke Verlängerung der Arme, den Gang auf dem äußeren Rande der Fußsohle, starke Augenwülste und z. T. durch Ausbildung einer Mittelkante auf dem Schädel selbständig entwickelt.

Hierher gehören der Orang-Utang, der „Waldmann" von Borneo und Sumatra (Simia satyrus L.), zweitens der Schimpanse (Anthropopithecus troglodytes L.), drittens der Gorilla (Gorilla gorilla Wym.), die beide in Afrika leben. Alle drei stellen „Sammelarten" vor, die wohl in verschiedene Lokalformen zerlegt werden können.

Von fossilen Formen rechnet man hierher Dryopithecus und Pliopithecus, die durch Unterkiefer im Miozän von Südfrankreich bekannt wurden, und verschiedene Zähne im jüngeren Tertiär Europas und Südasiens.

c) Unterordnung Anthropi m.

Sie umfassen nur den Menschen und seine unmittelbare Vorfahrenreihe, in der Pithecanthropus erectus Dub. aus dem unteren Diluvium von Trinil in Java morphologisch betrachtet die erste Stelle einnimmt. Ebenso alt erscheint der „Neandertaler", dessen erste Reste in einer Höhle des Neandertales bei Düsseldorf gefunden und lange in ihrer Bedeutung durch Virchow diskreditiert wurde, der sie für Reste eines

Fig. 240. Schädel des Homo Heidelbergensis Schötensack, in der Rekonstruktion des Schädels von Aix la Chapelle mit dem Unterkiefer von Heidelberg. (Nach Boule.)

pathologischen Individuums erklärte. Jetzt kennen wir derartige Reste auch von anderen Orten, namentlich durch Klaatsch aus Mähren genauer und wissen, daß der Neandertaler eine primitive Rasse bildete, für die Schwalbe den Namen Homo neanderthalensis vorschlug. Den nachweislich ältesten Rest im Diluvium bildet der Unterkiefer von Mauer bei Heidelberg, der in den Sanden mit Elephas antiquus gefunden wurde. Ihm scheint der kürzlich bei Aix la Chapelle gefundene Schädel nahezustehen, den Marc. Boule in Paris mit dem Heidelberger Unterkiefer kombiniert hat (Fig. 240). Je älter die Menschenreste sind, um so mehr nähern sie sich dem Typus der Affen. Pithecanthropus scheint den Hylobatiden am nächsten zu stehen.

Anhang der zweiten Stufe.

IIδ Nebenordnung **Rodentii,** Nagetiere.

Kleine, meist herbivore, krallentragende Sohlengänger mit je 2 sehr verlängerten hypselodonten Schneidezähnen (Nagezähne) mit obliterierenden Eckzähnen, langem Diastema. Tympanicum ursprünglich ringförmig, dann eine Bulla ossea bildend.

Die sehr formenreiche und über die ganze Erde verbreitete Ordnung zerfällt in zwei Unterordnungen, die anscheinend schon vom Eozän an, wo sich ihre ersten Vertreter finden, getrennt sind. Weniger spezialisiert sind die sogenannten

1. Unterordnung Duplicidentati,

die nur die Gruppe der Hasen umfaßt, die hinter den großen Schneidezähnen noch ein zweites Paar kleiner Incisiven tragen, konstant oben 3, unten 2 Prämolaren. Obere Zahnreihen breiter als die unteren. Kiefergelenk breit. Leporidae, Ochotonidae (Lagomyidae), beide seit dem Oligozän.

2. Unterordnung Simplicidentati

mit beweglichen und vorschiebbaren Unterkieferhälften, schmalem Kiefergelenk, engerer Stellung der oberen Zahnreihen, die großen Abteilungen

Fig. 241. Hystrix javanica Cuv. Ein Stachelschwein Südasiens und der Sundainseln.

der Hystricognathen und der Sciurognathen umfassend, deren erstere die †Theridomyidae und die z. T. schon tertiären Octodontidae, Hystricidae (Stachelschweine), Chinchillidae und Caviidae (Meerschweine), letztere wieder nach T. Tullberg die Sciuriden, Anomaluriden, Ctenodactyliden, Castoriden, Geomyiden, Myiden und nach M. Schlosser auch die Myoxiden enthält.

Fig. 242. Skelett des Bibers, Castor fiber L. Nordeuropa und Asien. (Nach Pander und d'Alton.)

Fig. 243. Dipus aegyptius Hempr. & Ehrenb. Ägyptische Springmaus. $^1/_3$. (Nach Pander und d'Alton.)

Fig. 244. Muscardinus avellanarius L. Die Haselmaus des nördlichen Mitteleuropa. (Nach einer älteren Abbildung von A. Müller in der Gartenlaube.)

IIε Nebenordnung **Tillodonti.**

Ein in der Kreide und dem ältesten Tertiär Nordamerikas seltener Typus großer Formen mit nagetierähnlichem Gebiß, großen Incisiven, rudimentären Caninen und einer größeren Zahl relativ einfach gebauter huftierartiger Backzähne, scheint nach neueren Untersuchungen keine Beziehungen zu den Nagetieren zu haben, wohl aber nach Wortmann solche zu den Xenarthra und rückwärts mit primitiven Insectivoren in

Konnex gestanden zu haben. Ein leidlich vollständiges Skelett ist nur von Tillotherium fodiens Marsh aus dem Eozän von Wyoming bekannt. Ob ihm die Stylinodonten und einige isolierte Zahnformen, die hier eingereiht werden, wirklich zugehören, erscheint auch noch fraglich. Nach Osborn nehmen diese letzteren als Taeniodonten oder Ganodonten eine Übergangsstellung zu den Xenarthra ein.

IIζ Nebenordnung **Xenarthri.**

Träge behaarte, beschuppte oder gepanzerte, krallentragende, insectivore oder herbivore Sohlengänger mit degeneriertem Gebiß und obliterierten Vorderzähnen. Tympanicum ringförmig. Rumpf- und Beckenwirbel mit akzessorischen Gelenkfortsätzen (Xenarthra). Uterus einfach. Vagina nicht ausgebildet. Testikel innerhalb der Bauchhöhle. Penis ohne Eichel.

Diese meist noch als Edentata mit den Homarthra zusammengefaßten Formen sind nach Flower, Weber u. a. so scharf von diesen geschieden, daß man zweckmäßig die Edentata als konvergente Gruppe aufhebt und ihre beiden Ordnungen selbständig macht. Über ihre Herkunft ist noch nichts Genaueres bekannt. Cope leitete sie von Tillodontiern ab. Die Xenarthra umfassen folgende gegenwärtig ganz auf Südamerika beschränkte, früher auch in Nordamerika vertretene Familien:

Unterordnung Tardigradi, Faultiere.

Dichtbehaarte herbivore Baumbewohner mit rundlichem Kopf, sehr langen Armen und kurzem Schwanz. 2—3 Zehen vorhanden, durch Haut verbunden (syndactyl). Alle Wirbel getrennt, Schädel mit unvollständigem Jochbogen, rudimentaren Prämaxillen, mit Schlüsselbeinen

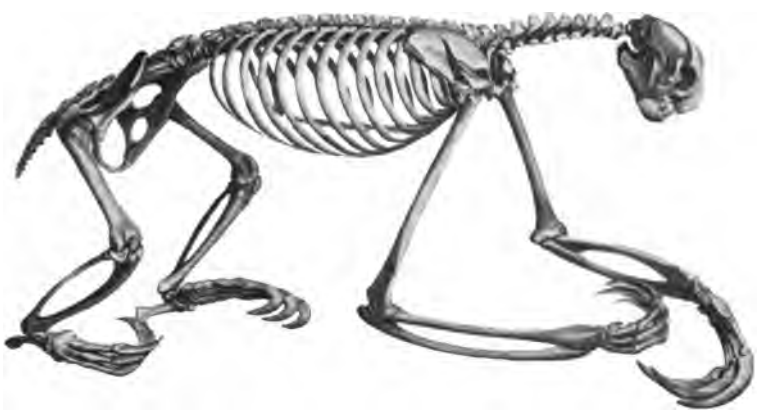


Fig. 245. Bradypus tridactylus L. Skelett des dreizehigen Faultieres des tropischen Südamerika. (Nach Pander und d'Alton.)

(Claviculis). Höchstens $\frac{5}{4}$ stiftförmige Zähne vorhanden. Hierher die Bradypodidae Süd- und Zentralamerikas (Fig. 245).

Unterordnung †Gravigradi, Megatherien, Riesenfaultiere.

Plumpe, große Pflanzenfresser, mit langen, plumpen Beinen, deren Sohlen nach innen gekehrt, deren Zehen meist mit großen Krallen versehen sind. Haut behaart, ohne größere Knochenbildungen. Schädel niedrig, meist absteigender Jochfortsatz, Postorbitalbrücke unterbrochen, Tympanikum ringförmig, Zähne schmelzlos, dauernd nachwachsend (hyselodont), oben 5—4, unten 4—3, meist in geschlossener Reihe, bisweilen der vorderste eckzahnartig. Hierhin gehören von den fossilen Formen Südamerikas das riesige Megatherium, dann Scelidotherium, Mylodon, das mit Haut und Haaren erhaltene Grypotherium und Megalonyx.

Unterordnung Placophori, Gürteltiere (Loricata, Hicanodonta).

Schwach behaarte, mosaikartig gepanzerte, schwerfällige Bodenbewohner, mit geschlossener Postorbitalbrücke, mit teilweise verwachsenen Hals- und Rumpfwirbeln, mit zahlreichen (wenigstens $\frac{7}{7}$) Backzähnen. Tibia und Fibula an den Enden verwachsen. Hierher die Chlamydophoridae, Dasypodidae, Glyptodontidae, die eozänen Metachiromyidae; jüngere fossile Repräsentanten sind die am stärksten spezialisierten Glyptodonten mit ungegliedertem Panzer, während die kleinen, lebenden Dasypodiden, mit Dasypus (Fig. 246) und Tatusia, ihren Rückenpanzer beweglich erhielten und sich in ihm einrollen können.

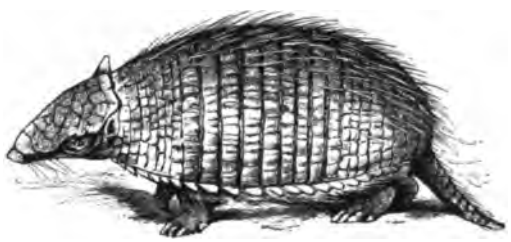


Fig. 246. Tatusia novemcincta L. Das bekannteste der lebenden Gürteltiere. $^1/_8$. Südamerika bis Texas. (Nach Haacke.)

Unterordnung Myrmecophagi, Ameisenfresser (Vermilingua).

Mäßig große, dicht behaarte, zahnlose Insectivoren, mit sehr langem Kopf, kleinen Augen, Ohren und Mund, mit langer, wurmförmiger Zunge, mit großer Klaue an der dritten Zehe. Hierher Myrmecophaga (Fig. 247), Tamandua und Cycloturus, sämtlich in tropischen Gebieten Amerikas.

Fig. 247. Myrmecophaga jubata L. Tropische Gebiete Amerikas. $^1/_{16}$. (Nach Haacke.)

IIλ Nebenordnung **Pholidota** M. Weber,

allein auf das in Südafrika und Indien lebende, dort auch fossile Schuppentier Manis beschränkt. Es sind langschwänzige, krallentragende, insektenfressende, fünfzehige Sohlengänger mit vollständigem Panzer, großen, dachziegelartig übergreifenden Hornschuppen. Mund zahnlos mit langer, vorstreckbarer Zunge.

Fig. 248. Manis tricuspis Rafinesque, ein westafrikanisches Schuppentier. $^1/_4$. (Nach Flower.)

III. Unterklasse **Holotheria** m.

Die dritte Stufe der Mammalia bezeichnet den Höhepunkt der Klasse nicht in der Spezialisierung eines einzelnen Organes wie die Primates in der Vervollkommnung des Gehirns, sondern in der gesamten, und ich möchte sagen, normalen Entwicklung des Klassentypus. In dieser Beziehung stehen die Raubtiere offenbar an der Spitze, der Löwe ist auch im Volksbewußtsein der König der Tiere. Die Cetaceen und Huftiere sind aberrante Seitenreihen dieses Typus.

III. Hauptordnung **Carnivori,** Raubtiere.

Die Raubtiere sind eine fest geschlossene Abteilung kräftig entwickelter Vierfüßler mit krallenbesetzten Zehen, normal gegliedertem Gebiß mit stark entwickelten Eckzähnen. Clavicula rückgebildet. 1 Zehe nicht opponierbar. Ihre gesamte Organisation weist unzweideutig auf Insectivoren als ihre Stammformen hin.

Sie umfassen alttertiäre Urformen, die sogenannten Creodonta, danach zwei Haupttypen, die landbewohnenden Fissipedier und meerbewohnenden Seehunde oder Pinnipedier. Es erscheint nicht zweckmäßig, die älteren Vertreter als Creodonta ihren jüngeren Nachkommen als systematische Einheit gegenüberzustellen, aber die Formenreihen, die von jenen zu den lebenden Formenreihen überleiten, sind noch nicht in allen Teilen aufgeklärt. Ein Vergleich der älteren und jüngeren Formen lehrt eine Verkürzung der Gebißreihe, die bei den älteren noch 4 Prämolaren und 3 Molaren aufweist, während die letzteren bei lebenden Formen fast ganz verkümmern können, eine Vereinfachung in der Fußwurzel und stärkere Furchung des Großhirns.

1. Unterordnung †Protoferi m.,

entspricht den Carnivora primitiva Winges und umfaßt die alttertiären Formen wie Hyaenodon mit 4 Prämolaren und 3 Molaren, keinem be-

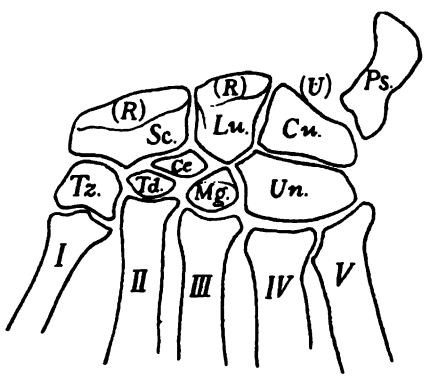


Fig. 249. Schematischer Durchschnitt der Handwurzelknochen (Carpus) eines primitiven „creodonten" Raubtiers. (Nach Gregory.)

sonders ausgebildeten Reißzahn, primitiver Fußwurzel und Foramen ulnare im Humerus.

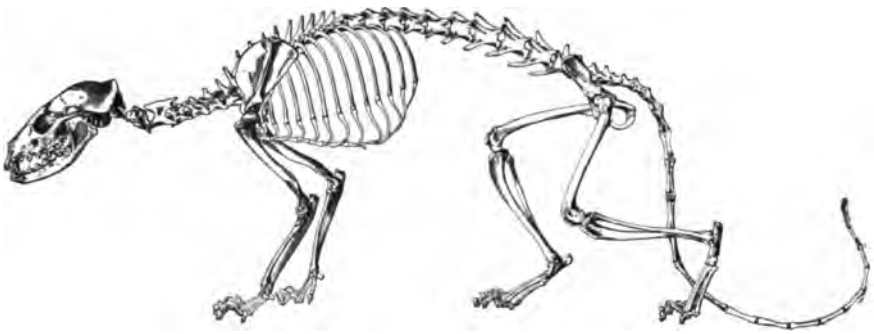


Fig. 250. Cynodictis gregarius. Oligozän, Cedar Creek, Colorado U. S. A. $^1/_4$. (Nach Matthew.)

2. Unterordnung Protelidi,

die nur den lebenden Proteles cristatus (Lalandii) Sparman von Süd- und Ostafrika umfaßt, der gewöhnlich zu den Hyänen gestellt wird, aber schon durch den Mangel eines Reißzahnes eine Sonderstellung einnimmt.

3. Unterordnung Felidi

im Sinne der Aeluroidea Flower, Epimycteri Cope, und der Herpestoidea Winge. Die Unterordnung soll also umfassen die Katzen, die Viverriden, die Herpestiden und die Hyaeniden. Von diesen sind die Katzen die weitaus bekanntesten Vertreter, sodaß ich den Namen der Unterordnung nach ihnen bilden zu sollen glaubte.

Fig. 251. Nasua narica. Skelett und Körperform. (Nach Pander und d'Alton.)

4. Unterordnung Urso-Canidi m.

die die Bären und Hunde umfassen und also den Arcto-Cyonidae Flower, den Hypomycteri Cope und den Arctoidea Winge entsprechen würden. Den Namen Urso wollte ich ihrer Sammelbezeichnung Canidi nicht missen. Sie enthalten die Familien der Musteliden, der Caniden, der Ursiden.

Fig. 252. Mustela martes L., der Baummarder Europas. (Nach einer Photographie des Brüsseler Museums.)

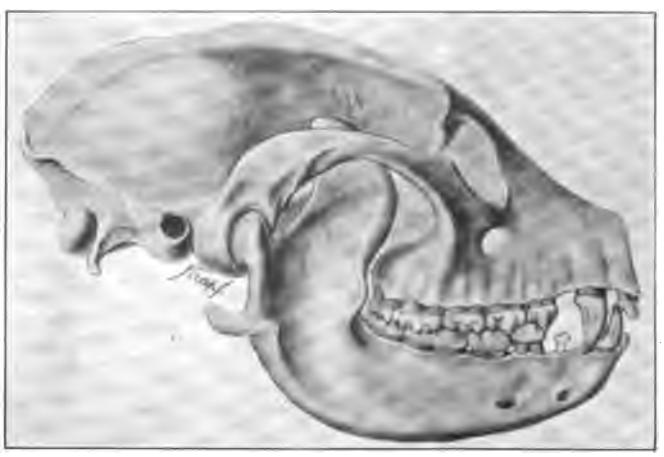


Fig. 253. Parailurus anglicus B. Dawkins sp., Ober-Miozän. Baroth-Köpecz, Ungarn. $^3/_4$. (Rekonstruktion von M. Schlosser.)

5. Unterordnung Phocidi, Seehunde.

Die Seehunde, die Pinnipedia des alten Systems, die vermutlich von den terrestrischen Vorfahren der Ursiden abstammen. Sie enthalten die Otariiden, die Trichechiden und die Phociden.

Fig. 254. Otaria sp. nach einer Photographie.

Fig. 255. Arctocephalus lobatus Gray, der australische Seebär. (Nach Gray.)

IIIα Nebenordnung **Cetacei,** Wale.

Die Cetaceen, die die zahntragenden Delphine und die zahnlosen Bartenwale umfassen, sind sehr spezialisierte Nachkommen terrestrischer Carnivoren. Im ältesten Tertiär Ägyptens liegen die Übergangsformen von diesen zu den primitiven Delphinen. Unklar bleibt zunächst noch die Vorfahrenreihe der zahnlosen Wale. Man teilt die ganze Ordnung in die

1. Unterordnung †Archaeoceti Flower, Urwale.

Zahnwale mit mehrspitzigen, mehrwurzeligen Backzähnen, normalem Schädelbau mit mäßig zurückgeschobenen Nasenlöchern, kurzen Nasalien

und freien Frontalien. Hierher die Protoceten, die eine Zwischenstellung zwischen primitiven Carnivoren und Cetaceen einnehmen, im unteren Tertiär Ägyptens, und die weit verbreiteten, erheblich größeren Zeuglodonten (Fig. 256) Nordafrikas und Nordamerikas.

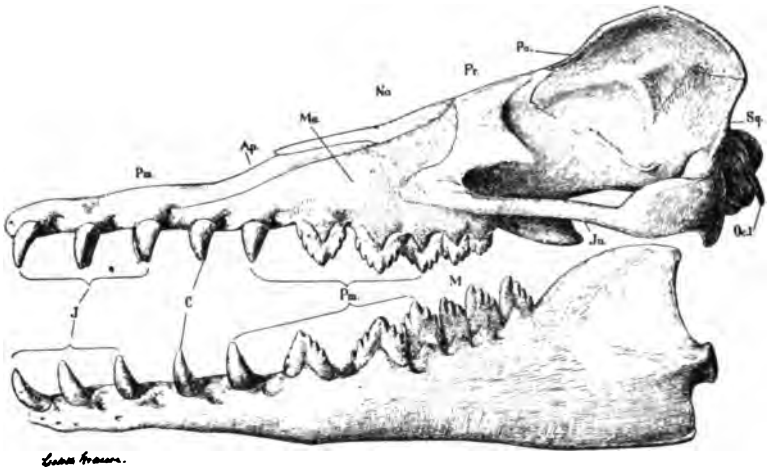


Fig. 256. Schädel von Zeuglodon osiris Dam. Eozän. Ägypten. $^1/_5$.
(Rekonstruktion von E. v. Stromer.)

2. Unterordnung Odontoceti, Zahnwale oder Delphine.

Zahnwale mit einspitzigen, meist sehr zahlreichen, kegelförmigen Zähnen, rückwärts geschobenen und vereinigten Nasenlöchern, reduzierten Nasalien, teilweise verdeckten Frontalien.

Fig. 257. Tursiops tursio Fabr. Ein Delphin der europäischen Meere.
(Nach Flower.)

Hierhin gehören die tertiären †Squalodonten mit mehrwurzeligen, komprimierten, randlich gekerbten Backzähnen; ferner die Physeteriden, †Eurhinodelphidae, †Acrodelphidae, Delphinidae (Fig. 257) und Platanistiden.

3. Unterordnung Mystacoceti, Bartenwale.

Zahnlose Wale mit Fischbein-„Barten" in dem sehr großen Maul mit sehr kleinem Schlund. Schädel sehr groß mit getrennten, spangenförmigen, dünnen Unterkieferästen. Kopf mit getrennten Nasenlöchern (Spritzlöchern), kleinen Nasalien und Lacrymalien, freien Frontalien.

Hierher die seit dem jüngeren Tertiär vorhandenen Balaenopteriden und Balaeniden (Fig. 258.)

Fig. 258. Balaenoptera antarctica. Südsee. (Aus Siebold-Temminck Fauna Japonica.)

IIIβ Nebenordnung **Diungulati** nom. nov. (Artiodactyli Owen).

Die bisherige Gruppe der Huftiere umfaßte Lauftiere, die sich der Pflanzennahrung und der schnellen Bewegung auf dem Boden anpaßten. Dabei verkümmern ihre Eckzähne und die Höcker ihrer Backzähne, die bei starker Abreibung flach und durch Schmelzeinfaltung gehärtet werden, und ihre mittleren Zehen richten sich auf den Zehenspitzen auf, die mit breiten Hufen verstärkt werden. Ihre ältesten bisher bekannten fünfzehigen Vertreter stehen noch den ältesten Carnivoren so nahe, daß über ihre Abstammung von diesen kaum Zweifel obwalten können. Aber es ist jetzt namentlich durch die klaren Darlegungen Gregorys höchst wahrscheinlich, daß die Artiodactylen mit den übrigen Huftieren nicht eines Stammes sind, sondern sich selbständig von primitiven Raubtieren abgezweigt haben.

Die Diungulati sind behaarte, pflanzenfressende, vierfüßige, paarzehige Huftiere, deren dritte und vierte Zehe besonders und gleichartig gekräftigt sind, während die zweite uud fünfte schwächer entwickelt sind und die erste in der Regel fehlt. Der Calcaneus artikuliert mit der Fibula, der Astragalus artikuliert distal mit Naviculare und Cuboid. Femur ohne dritten Trochantor. 19 Rumpfwirbel. Von den ursprünglich vorhandenen 3 Schneidezähnen können die oberen und ebenso die Eck-

zähne verschwinden. Backzähne herbivor mit Höckern (bunodont) oder bogigen Schmelzfalten (selenodont).

Die „Paraxonia" Marsh, die seit Owen gewöhnlich mit dem wenig klaren Namen „Artiodactyla" bezeichnet werden, sind vor allem ausgezeichnet durch die Kräftigung ihrer III. und IV. Zehen, die Ausprägung der Gabelung ihrer Fußbildung, die schwache Ausbildung ihrer Praemolaren und was ihre Benennung betrifft, so gibt weder „artiodactyl" noch „paraxonial" einen klaren Begriff von der zweispaltigen Ausbildung ihrer Füße. Diungulati bringt das viel deutlicher zum Ausdruck und da wir erst in der Bildung von Systemen begriffen sind, so scheint es richtig praktische Vorschläge auch da zur Geltung zu bringen, wo andere bereits gemacht sind und teilweise Eingang gefunden haben. Die Diungulati zerfallen in die natürlichen Gruppen der Wiederkäuer und „Nichtwiederkäuer". Da der letztere Name auch in der lateinischen Form „Non ruminantii" als Negation wenig angebracht erscheint, so wollen wir ihn ersetzen durch

1. Unterordnung Suiformes (Non Ruminantii).

Normal kauende, meist bunodont bezahnte Diungulaten mit freien Metapodien, hinterer Orbitallücke und mittlerem Scheitelkamm. Sie ent-

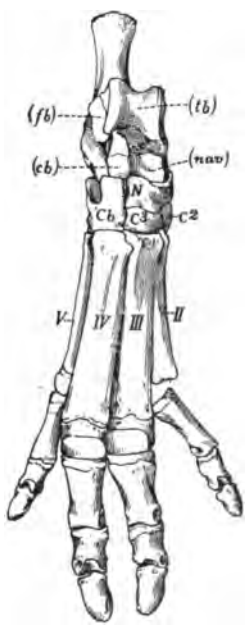


Fig. 259. Die Zehengliederung eines normalen und primitiven Diungulaten (Promerycochoerus) aus dem nordamerikanischen Tertiär.

halten nach Gregory die Familien der †Trigonolestidae, †Dichobunidae, †Anthracotheridae, Hippopotamidae, †Achaenodontidae, †Entelodontidae, Dicotylidae, Suidae.

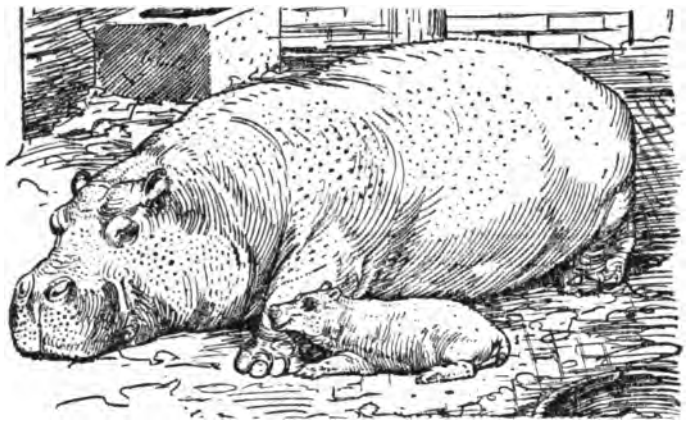


Fig. 260. Hippopotamus amphibius L., das Nilpferd.
(Nach einer Zeichnung von Neumann.)

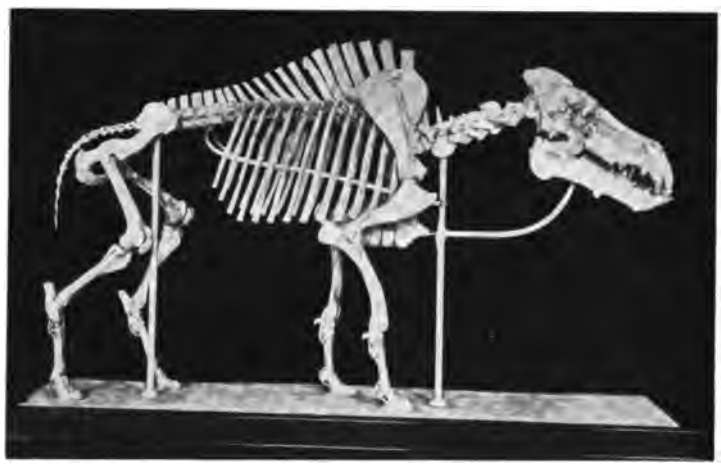


Fig. 261. Dinohyus Hollandi. Nach einem Skelett des Carnegie muscum.
Ober-Oligozän. Nebraska.

2. Unterordnung Ruminantii, Wiederkäuer.

Wiederkäuer mit verschmolzenen Metapodien III und IV, selenodonten Zähnen, geschlossenem Orbitalkranz. Sie umfassen die Familien der Camelidae, †Oreodontidae, †Anoplotheridae, †Hypertragulidae, Tragulidae, Cervidae, Merycodontidae, Antilocapridae, Giraffidae, Bovidae.

Fig. 262. Okapia Johnstoni Sclater. Lebend. Kongostaat. (Nach Lankester.)

Fig. 263. Cobus Maria Gray. Lebend am weißen Nil. (Nach einem Exemplar des Field Columbian Museum.)

Fig. 264. Schädel von Syndyoceras eines vierhörnigen Traguliden aus den oligozänen Daemonelix-Schichten von Sioux County, Nebraska. U. S. A. (Nach Osborn.)

Fig. 265. Ovis Ammon. Südsibirien, Pallas. (Nach einem Exemplar des Field Columbian Museum.)

IIIγ Nebenordnung **Tubulidentata** M. Weber,

die im Sinne M. Webers phyletisch ganz isoliert und auf die lebende und jungtertiäre Gattung Orycteropus (Erdferkel) beschränkt sind. Ihre primatische Zahnstruktur hat zur Benennung der Ordnung Veranlassung gegeben und ist wohl nur als eine sekundäre Zerlegung einzelner Zähne in isolierte Höcker zu verstehen, die ihre Schmelzkappe verloren und bei hypselodontem Wachstum nach unten verlängert wurden. Verhältnisse, wie sie in den Backzähnen von Phacochoerus unter den Schweinen vorliegen, könnten den Ausgangspunkt dieses aberranten Zahntypen gebildet haben.

Unförmliche, schwach behaarte, insektenfressende, fünfzehige Sohlengänger mit langer Schnauze, großen Ohren. Ihre 4—5 prismatischen Backzähne aus Vasodentin.

Fig. 266. Orycteropus aethiopius Sunday, das äthiopische Erdferkel. (Nach Sunday.)

IIIδ_1 Nebenordnung **Ungulati,** Huftiere.

Vierfüßige, pflanzenfressende Huftiere, deren Zehenbau vielfach vereinfacht und deren Backzähne durch Einfaltung der Schmelzkappe kompliziert werden.

Bei schnellem Laufen kräftigen sich die mittleren Zehen und machen die seitlichen funktionslos, so daß sie vielfach verkümmern.

Nach Ausscheidung der Artiodactyla als „Diungulati“ (vergl. oben S. 232) umfassen die Ungulaten in diesem engeren Sinne folgende Gruppen als Unterordnungen:

1. Condylarthri.
2. Amblypodi.
3. Polydactyli (Hyracidae, Arsinotheridae, Proboscidiae).
4. Mesodactyli (Perissodactyli).
5. Notoungulati.
6. Litopterni.

1. Unterordnung †Condylarthri Cope.

Alttertiäre, plantigrade Huftiere mit 5 Zehen, einfachem, zweireihigem Carpus, flachem Schädel, vollständigem Gebiß $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$. Humerus mit Foramen ulnare, Femur mit drittem Trochanter.

Ältestes Tertiär von Nordamerika und Europa. Hierhin gehören die †Mioclaneidae, Phenacodontidae, Meniscotheridae, Pleuraspidotheridae.

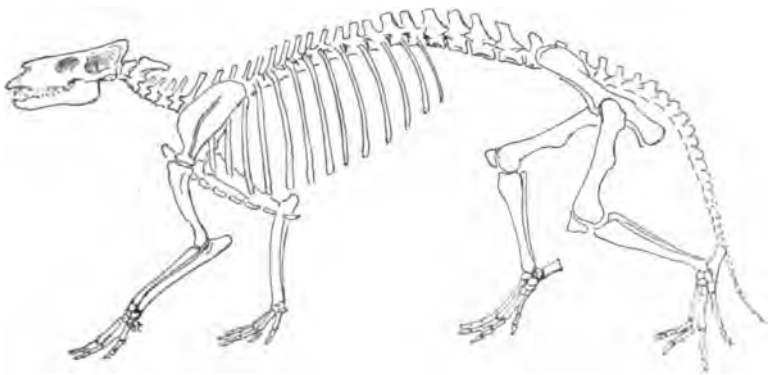


Fig. 267. Phenacodus primaevus Cope. Unteres Eozän. Bighorn Fluß Wyoming U. S. A.

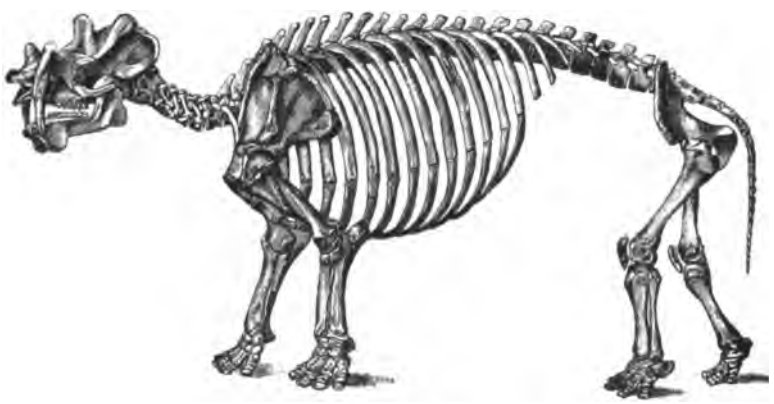


Fig. 268. Dinoceras mirabile Marsh. Eozän. Colorado. (Nach Marsh.)

2. Unterordnung †Amblypodi Cope.

Große, alttertiäre, nordamerikanische, plantigrade, fünfzehige Huftiere mit kleinem Gehirn, vollständigem, normal gegliedertem Gebiß mit mäßig gefalteten Zähnen. Die Carpalreihen alternieren, der Astragalus ist sehr breit, mit Tibia und Fibula artikulierend.

Hierhin gehören die Familien der Periptychidae, Pantolambdidae (Taligrada Osborn) und die großen Coryphodontidae und Dinoceratidae.

3. Unterordnung Polydactyli m.

Diese sollen enthalten die Elefanten, Klippschliefer und Arsinotherien, und entsprechen damit der Ordnung der Subungulati Schlossers, aber mit Ausschluß der Sirenen. Die Gruppe der Proboscidier oder Rüsseltiere zerfällt ihrerseits in die sehr primitiven Moeritherien, die Badytherien, Dinotherien mit relativ kleinen und zahlreichen Backzähnen

Fig. 269. Hyrax sinaiticus, der Klippschliefer. Lebend. Sinai.

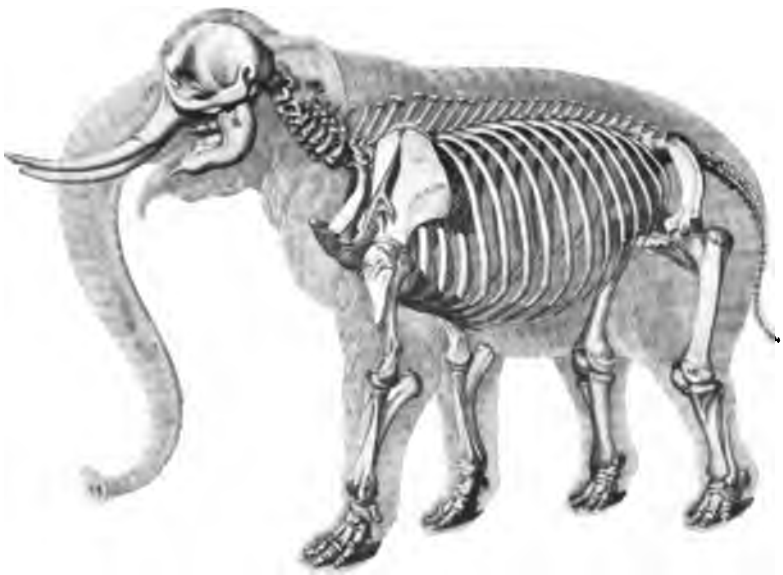


Fig. 270. Skelett und Umriß des indischen Elefanten, Elephas asiaticus Blumenbach (indicus Cuv.). (Nach Pander und d'Alton.)

und großen Incisiven im Unterkiefer und die Elefanten im engeren Sinne (Fig. 271) mit ihren riesigen Incisiven und ihren an Zahl sehr reduzierten in sich mehr und mehr vergrößerten Backzähnen.

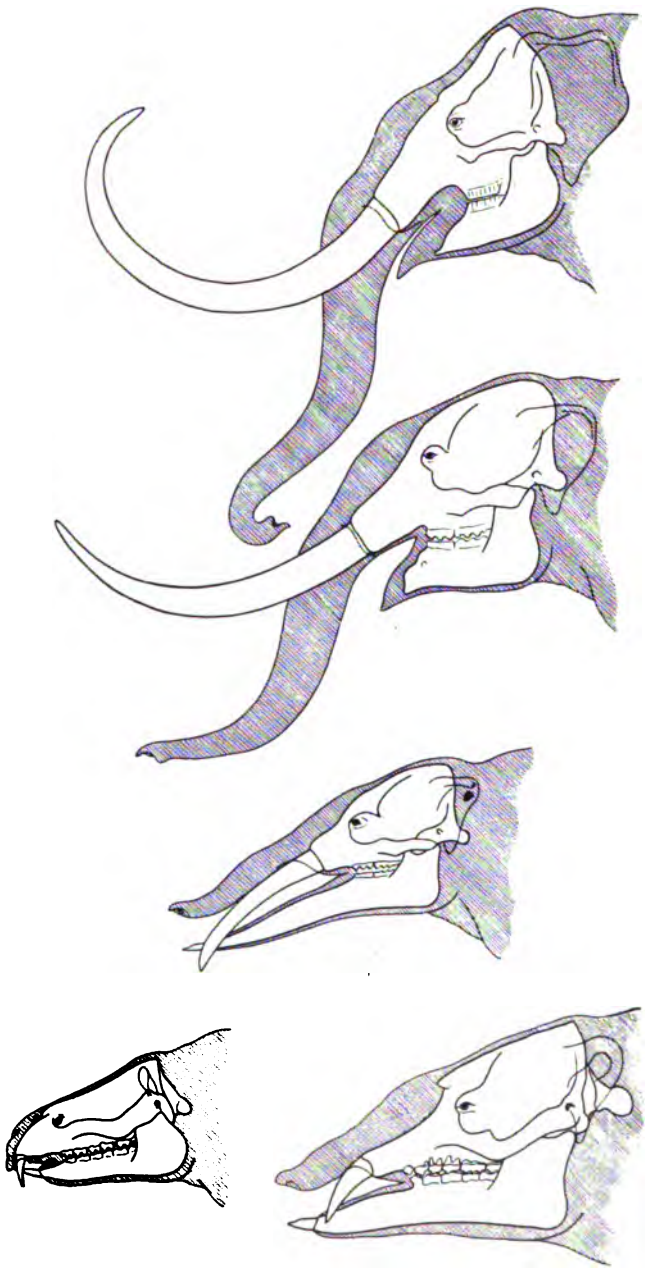


Fig. 271. Die Schädelformen der Elefanten nach Lull.
Unten links Moeritherium; unten rechts Palaeomastodon; darüber Tetrabelodon; darüber Mastodon; oben Elephas.

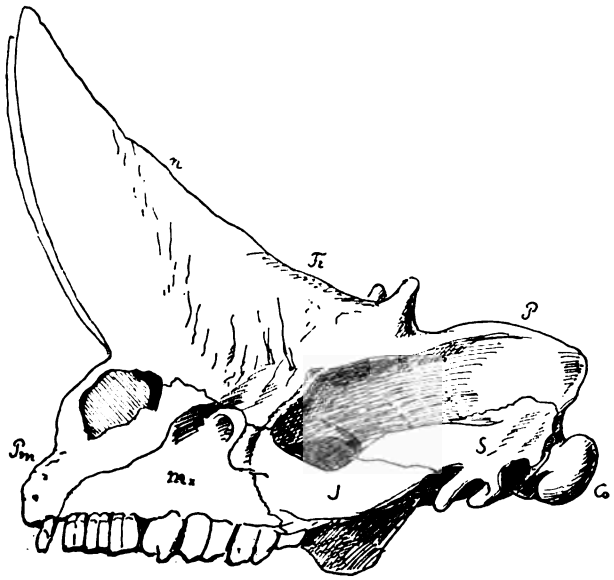


Fig. 272. Arsinotherium Zitteli Andrews, Schädel. Oberes Eozän. Fajum, Ägypten.

4. Unterordnung Mesodactyli (Perissodactyli Owen).

Zehengänger mit stark vergrößerter, zum Teil allein restierender Mittelzehe (III), mit zahlreichen, mäßig großen, stark gefalteten Zähnen.

Hierher gehören die vorn vier-, hinten dreizehigen Tapiriden (Fig. 273), die im Alttertiär durch Lophiodon vertreten sind, dann die Rhinoceronten mit 4—3 Vorder- und 3 Hinterzehen (Fig. 274, 275), die schließlich einzehigen Equiden mit den mehrzehigen Vorfahren der Hyracotherien, der Palaeotherien, Anchitherien und Equinen (Fig. 276, 277) und der den Rhinoceronten ähnlichen Titanotherien (Fig. 278).

Fig. 273. Tapirus americanus Briss. Südamerika. (Nach einer Photographie aus dem zoologischen Garten in Lissabon.)

Fig. 274.

Fig. 275. Teleoceras fossiger, ein Rhinoceront aus dem Miozän von Kansas U. S. A. Oben Fig. 274, das Skelett derselben Form, nach dem die untere Rekonstruktion gegezeichnet ist. (Nach Osborn.)

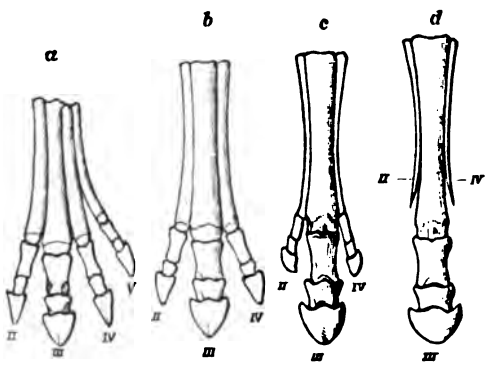


Fig. 276. Die Zehen der tertiären und lebender Pferde, die tertiären restauriert. *a* Orohippus, *b* Miohippus, *c* Hipparion, *d* Equus. *II—V* die zweite bis fünfte vordere Zehe.

Fig. 277. Gruppe des mongolischen Wildpferdes, Equus Przewalskyi Poljakow, das mit unseren nordischen Ponys verwandt ist und dessen Kopfumriß Pferde-Zeichnungen der diluvialen Menschen entspricht. (Gez. von P. Neumann in Westermanns Monatsheften.)

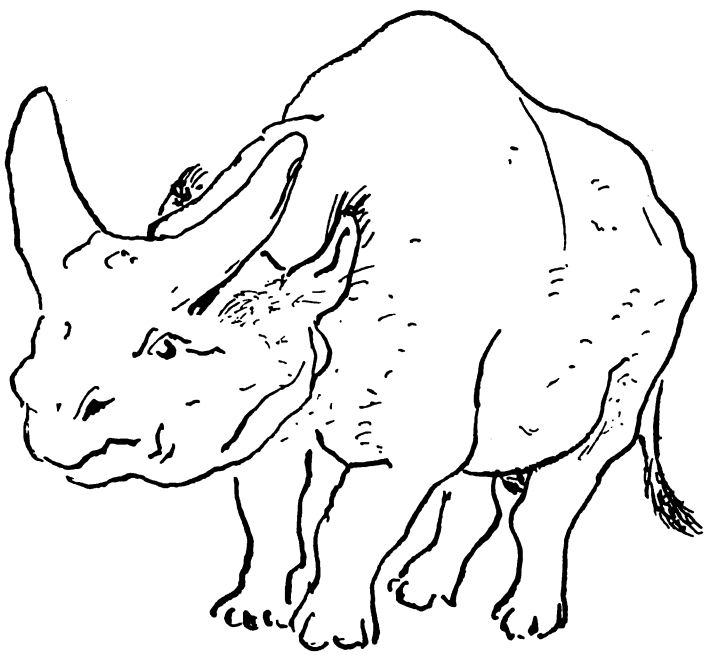


Fig. 278. Brontotherium gigas, ein Titanotherier aus dem Miozän von Süd-Dakotah U. S. A. (Nach Osborn.)

5. Unterordnung †Notoungulati Santj. Roth.

Südamerikanische tertiäre plantigrade oder semiplantigrade Pflanzenfresser mit 5—3 Zehen, mit Klauen, Krallen oder Hufen, flachen Schädeln mit dicker Mastoidregion, hohem Unterkiefer. Zahnreihe lang geschlossen, meist mit großen ersten Incisiven und prismatischen, mäßig gefalteten Backzähnen.

Hierunter werden von dem argentinischen Paläontologen Santiago Roth zusammengefaßt die Typotherii Zittel, Toxodontii Owen, Astrapotherii Ameghino und die Pyrotherii Schlosser.

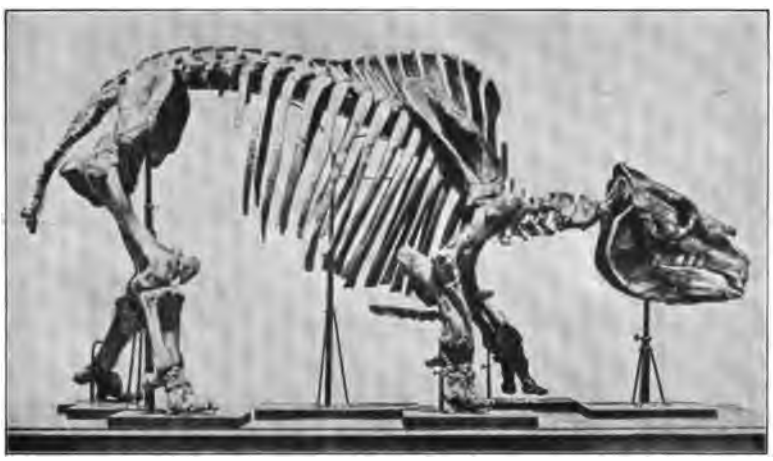


Fig. 279. Toxodon Burmeisteri. Pampasformation. Rio Arrecifes bei Buenos Aires. (Nach Santiago Roth.)

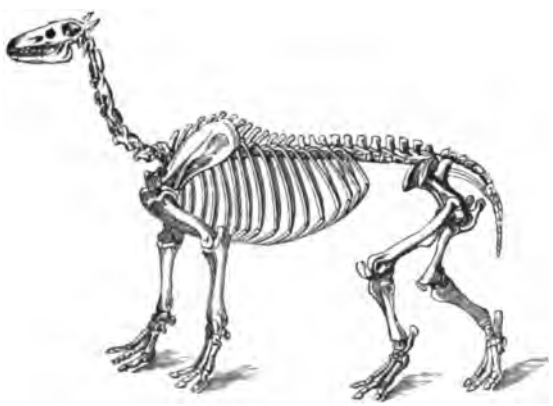


Fig. 280. Macrauchenia patachonica Owen. Diluvium. Südamerika. (Aus Zittel, Paläontologie.)

6. Unterordnung †Litopterni Ameghino.

Südamerikanische tertiäre Huftiere mit zweireihigem Carpus und Tarsus, meist mit reduzierter Zehenzahl. Schneidezähne reduziert, Backzähne meist vollzählig, mäßig gefaltet.

Hierhin gehören die Bunolitopternidae, die bis in das Diluvium erhaltenen Macrauchenidae (Fig. 280), die Proterotheridae und Adiantidae.

III δ_2 Nebenordnung **Sirenii,** Seekühe.

Die Seekühe mit ihren verkümmerten Hinterbeinen und ihrer breit gestellten Schwanzflosse sind, nach den fossilen Vertretern und vielen Organisationsverhältnissen der lebenden zu urteilen, Nachkommen primitiver terrestrischer Ungulaten, vermutlich aus der Verwandtschaft alttertiärer Condylarthra. Ihre vorderen Gliedmaßen sind flossenförmig ihren hinteren rückgebildet, desgleichen ihre Behaarung. Der Schwanz ist wie bei den Walen mit einer horizontal gestellten Flosse versehen. Sie enthalten die Manatidae (Schuppentiere), die Halicoridae und die ausgestorbenen Rhytinidae.

Alphabetisches Sachregister

Acanthaspidi 38
Acanthodi 71, 72
Acanthodopsidae 72
Acanthopterygii 95
Acanthostoma 113, 114
Acanthuridae 95
Accipitres 178
Acichelydae 187
Acipenseridi 50, 51
Achaenodontidae 234
Acrodelphidae 231
Acrodontidae 58
Adapidae 215
Adiantidae 245
Aepyornis 175
Aetobatis 58, 59
Aetosauri 164
Affen 216
Aistopodi 118
Albulidae 89
Alectromorphae 175
Alepidosauridae 92
Alepocephalidae 90
Alopecodon 182
Amblotherium 206
Amblyopsidae 92
Amblypodi 239
Amblypterus 81
Ameisenfresser 225
Amii 84, 85
Ammodytidae 95
Amphibamus 109
Amphibia 126
Amphichelydii 185
Amphioxus 41
Amphipnoidae 91
Amphisilidae 93
Amphistiidae 97
Amphitherium 206
Amphiuma 129
Anabantidae 95
Anableps 92
Anacanthini 95
Anaptomorphus 215
Anarosauridae 148
Anaspidi 37
Anchitheridae 241
Anguillidae 91
Anomaluridae 222
Anomodontii 189
Anoplotheridae 234
Anostenidae 186
Anseriformes 178
Antennariidae 98
Anthracosaurus 111
Anthracotheridae 234
Anthropi 220
Anthropithecus 219
Anthropomorphi 219
Antilocapridae 234
Anura 130
Apatemyidae 211
Apateon 109
Apodes 91
Appendicularia 20
Apternodontidae 210
Apteryx 175, 177
Archaeoceti 230
Archaeomenidae 89
Archaeornithes 170
Archaeosauria 136
Archaeosuchus 182
Archegosaurus 107, 108, 111, 112
Archencephala 198
Archonta 213
Arctocephalus 230
Arctocyonidae 229
Arctoidea 229
Aristodesmus 123
Arsinotheridi 239
Arsinotherium 241
Artiodactyli 232
Ascidia 19, 21
Ascidii 20
Aspidorhynchi 83
Aspredinidae 90
Asterolepidi 38
Asterolepis 38
Astrapotheridae 244
Asymmetron 41
Ateles 216, 217
Atheriniidae 95
Atlantosauridae 159
Atoposauridae 164
Auchenosteidae 48
Aulorhynchidae 93
Aulostomatidae 93
Aves 167

Badytheridae 239
Baena 185
Balaenidae 232
Balaenopteridae 232
Balistidae 99
Bartenwale 232
Bdellodus 58
Bdellostoma 40
Cestracionti 57
Cetacei 230
Cetomimidae 92

Chaetodontidae 95
Champsosauri 147
Characinidae 90
Charadriiformes 175
Cheirolepis 81
Chelone 187
Chelonii 186
Chelydridae 186
Chelyidae 186
Chelyosoma 21
Chiasmodontidae 95
Chilomys 123
Chimaeri 54, 55
Chimaeropsis 54
Chinchillidae 222
Chiracanthus 72
Chirocentridae 90
Chiromys 215
Chiropteri 211
Chirothricidae 92
Chlamydophoridae 225
Chlamydoselachidae 60, 61
Chondrostei 49, 50, 51
Chrysochloridae 210
Chrysochloris 211
Ciconiiformes 178
Cinosternidae 187
Cladacanthus 54
Cladobatidae 210
Cladodus 60
Clavellina 21
Clupeidae 90
Cobus 235
Coccostei 47
Coccosteus 47
Cochliodus 53
Coelolepis 36
Colymbiformes 179
Colymbomorphae 178
Compsemys 185
Condylarthri 238
Conchopoma 78
Copiula 130
Coraciformes 179
Coraciomorphae 179
Coryphaenidae 95
Coryphodontidae 239
Cottidae 97
Cotylosauria 121
Creodonti 227
Belemnobatis 65
Belodonti 163
Belonorhynchi 86
Belonostomi 84
Beryciden 95
Beutelratten 206
Bimani 218
Birkenia 37
Blenniidae 97
Bolodon 207
Bothriolepis 38
Botryllus 21
Bovidae 234
Bradypus, Faultier 224
Branchiosauri 109
Branchiostoma 41
Brontosauridae 159
Brontotherium 243
Bruta 198
Bunodontia 199
Bunolitopterni 245
Calamoichthys 79
Callorhynchus 54
Camarosauridae 159
Camelidae 234
Canidae 229
Capitosauridae 112
Carangidae 95
Carcharidae 63, 64
Carnivori 227
Castor 222
Castoridae 222
Casuarii 175
Catarhini 217
Catopteridae 83
Catosteomi 93
Caturus 86
Caudata 129
Caviidae 222
Cebidae 216
Centetes 210
Centetidae 210
Centrascidii 22
Centriscidae 93
Centrobati 58
Cephalaspidi 34
Cephalaspis 35
Ceratiidae 98
Ceratodus 78
Ceratodontidae 78
Ceratopsidae 161
Ceratopteridae 59
Cervidae 234
Crocodili 164
Cromeriidae 90
Crossopterygii 75
Cryptobranchia 129
Cryptodiri 186
Crypturi 175
Ctenacodon 208
Ctenodactylidae 222
Ctenodontidae 78
Ctenothorissidae 89
Cuculiformes 179
Cyamodus 151, 152
Cyathaspis 32
Cyclobatidae 64
Cyclopteridae 97
Cyclostomata 38
Cycloturus 225
Cynodictys 228
Cynodontornys 211
Cynodraco 195
Cynognathus 194
Cyprinidae 90
Cyprinodontidae 92
Dactylopteridae 97
Dalliidae 92
Dasyceps 114
Dasypodidae 225
Dasyurus 207
Datheosaurus 122, 124, 125
Delphine 231
Delphinognathus 182
Dercetidae 93
Dermatemydidae 187
Dermochelydidae 187, 188
Derotremen 129
Deuterosaurus 182
Diadectidae 123
Diademodon 195
Diceratosaurus 118, 120
Dichobunidae 234
Dicotylidae 234
Dicynodontidae 189, 190, 191
Didelphii 206
Didelphops 207
Dimetrodon 144

Dinichthyidae 48
Dinocephali 181
Dinoceras 238
Dinoceratidae 239
Dinohyus 234
Dinornis 175
Dinosauri 157
Dinotheridae 239
Diodontidae 99
Diplacanthi 72
Diplocaulus 118, 121
Diplodocidae 159
Diplosoma 22
Diplosomoides 19
Dipnoa 77
Diprotodonti 209
Dipteri 77
Dipus 222
Discocephali 97
Distaplia 19
Diungulati 232
Dolichosauridae 118
Doliolum 23
Drepanaspidi 35
Drepanaspis 36
Dromasauri 182
Dromatherium 205
Dryolestes 206
Dryopithecus 220
Duplicidentati 221

Echeneidae 97
Echidna 196, 197
Echinorhinidae 62
Edentata 224
Elephas 240
Elginia 124
Elopidae 89
Emballonuridae 213
Empedias 123
Emydidae 187
Enchodontidae 92
Endothiodontidae 189
Entelodontidae 234
Eotetrapoda 102
Epanorthidae 209
Eplacentalia 198
Equidae 242
Erinaccus 211
Eryopidae 111
Erythrosuchus 156, 157
Esocidae 92
Esoterodon 189
Eugnathi 85, 86
Eurhinodelphidae 231
Eurypholis 92
Eustenoptheron 76
Eutheria 199
Exocetus 94

Falconiformes 178
Faultiere 224
Felidi 228
Fierasfer 93
Fissipedii 227
Fistulariidae 93, 94
Fledermäuse 211

Gadidae 95
Galechirus 182
Galeopithecus 213
Galesauridae 195
Galli 175
Ganocephali 101
Ganodonti 224
Garzoniidae 209
Gastrosteidae 93
Gavial 164
Geomyidae 222
Geosauridae 164
Gephyrostegi 137, 138
Gibbon 218
Gigantactinidae 98
Ginglymostoma 63
Giraffidae 234
Glanosuchus 182
Glyptodontidae 225
Glyptolepis 76
Glyptopomus 80
Gobiidae 97
Gorilla 220
Gomphognathus 194, 195
Goniaspidi 33
Goniopholidae 164
Gonorhynchidae 90
Goodsiria 21
Gravigradi 225
Gresslyosaurus 158
Gruiformes 175
Grypotherium 225
Gürteltiere 225
Gymnodontes 99
Gymnotidae 90
Gyrencephala 198
Gyrodus 83
Gyproptychidae 75

Halbaffen 213
Halicoridae 245
Halmaturus 209
Halosauridae 93
Hapalidae 216
Haplochitonidae 92
Haplodonti 204
Haplomi 92
Haplosauri 118, 119
Haptodus 142
Hasen 221
Hemibranchii 93
Hemimyarii 24
Hemispondyla 106
Herpestoidea 228
Hesperornis 174
Heterocerci 79
Heterodontus 57
Heteromi 20
Heterostraci 32
Heterostei 48
Hexanchus 61
Hicanodonta 225
Hippopotamidae 234
Holocephalia 52
Holoptychii 75
Holosauria 141
Holospondyli 117
Holostea 73
Holotheria 227
Homea 40
Homo 220
Homosteus 47
Hoplopteryx 96
Huftiere 227
Hyaenidae 228
Hybodontidae 58
Hydromedusa 185
Hylaeobatrachus 126
Hylobates 218
Hylonomidae 118
Hyodontidae 89
Hyopsodontidae 211

Hyperoartia 39
Hyperodapedon 147
Hyperosauria 155
Hyperotreta 39
Hypertragulidae 234
Hypobythius 21
Hypomycteri 229
Hypospondyli 39
Hypospondylus 40
Hypostomata 43
Hypotheria 199
Hyrax 239
Hystrix 221
Hystricognathi 222

Janassa 56
Ichthyornithes 178, 179
Ichthyosauri 140, 141
Icosteidae 95
Iguanodontidae 159, 160
Indrodon 211
Insektenfresser 209
Insectivori 209
Ischnacanthidae 72
Jugulares 97

Kadaliosaurus 142, 144
Katzen 228
Kneridae 92
Koiloskiosaurus 139
Kurtidae 97

Labidosaurus 125
Labridae 95
Labyrinthodonti 112
Lacerti 154
Lagomyidae 221
Lamnidae 63
Lampridiidae 93
Lanarkia 36
Lasanius 37
Lemur 216
Lemuri 215
Lepidosirenidae 78
Lepidostei 82, 83
Lepidotus 82
Leporidae 221
Lepospondyli 101, 117
Leptictidae 210
Leptocardia 41
Leptolepidae 89
Leptosteidae 48
Limnerpeton 118
Lipogenyidae 93
Lipotyphla 210
Lissencephala 198
Litopterni 245
Lophiodon 241
Lophius 98
Lophobranchii 93
Lophotidae 98
Loricariidae 90
Loricata 225
Loricati 162
Lycosaurus 195
Lycosuchus 182
Lyognathi 152
Lysorophus 128
Lystrosaurus 189

Macaken 218
Macrauchenia 244
Macropetalichthys 46
Macrophthalmia 40
Macropodidae 209
Macroscelidae 210
Malacopteri 88
Malacopterygii 88
Malacostomata 29
Malthidae 98
Mammalia 197
Manatidae 245
Manis 226
Marmosa 206
Marsipobranchii 38
Martes 229
Mastacembelidae 98
Mastodon 240
Maulwürfe 210
Meerkatzen 218
Meerschweine 222
Megachiroptera 212
Megalichthyidae 79
Megalonyx 225
Megalosauri 158
Megalurus 85
Megatherii 225
Menaspis 53
Mene 96
Meniscotheridae 238
Meniscoessus 208
Menotyphla 210
Merycodontidae 234
Mesodactyli 241
Mesohippus 242
Mesopetalichthys 46
Mesopithecus 217
Mesorhinus 163
Mesosauri 139
Mesotheria 209
Metachiromyidae 225
Metatheria 199
Metopiadae 112
Metriorhynchidae 164
Microbrachidae 118
Microbrachium 38
Microchiroptera 213
Microconodon 205
Microgomphodon 195
Microlepidoti 81
Microlophidae 111
Microsauria 117
Mioclaenidae 238
Miosauria 115
Miotheria 204
Mixodectidae 211
Mola 99
Molge 129
Molgophidae 118
Moeritheridae 239
Monascidii 20
Monodelphia 199
Monorhina 38
Monotremati 195
Mormyridae 89
Mosasauri 154
Mugil 94, 95
Multituberculati 207
Muraenidae 91
Muraenolepidae 95
Muscardinus 223
Mustelidae 63, 229
Mutelata 198
Myidae 222
Myliobatis 58, 59
Mylodon 225
Mylostoma 48, 49
Myoxidae 222
Myriacanthiden 54
Myrmecobius 207

Myrmecophaga 226
Myrmecophagi 225
Mystacoceti 232
Mystriosuchus 164
Myxine 40
Myxini 40

Nagetiere 221
Naosauri 144, 145
Natalidae 213
Necrolemur 215
Necrolestidae 210
Nectridei 118
Nemichthyidae 91
Neoceratodus 78
Neoplagiaulax 208
Neornithes 170
Neoscopelus 92
Notacanthi 93
Notharctus 215
Notoryctiden 207
Nothosauri 147, 148
Notidani 61
Notopteridae 89
Notorhynchus 62
Notoungulati 244
Nürschania 111
Nycticebidae 215

Ocapia 235
Ochotonidae 221
Octodontidae 222
Odontoceti 231
Odontolcae 174
Olbodotes 211
Oligopleuridae 86
Onychodonti 76
Ophiderpetondidae 118
Ophidii 155
Ophidiidae 97
Ophiocephalidae 95
Opisthoctenodon 189
Opisthomi 98
Opossums 206
Orang 220
Oreodontidae 234
Oreopithecus 218
Orohippus 242
Ornithodelphia 199
Ornithorhynchus 196, 197
Orodontidae 58
Orycteropus 237
Ostariophysi 90
Osteoglossidae 89
Osteolepidi 79, 80
Ostracionidae 99
Otaria 230
Otariidae 229
Ovis 236
Oxyglossus 130
Oxyosteus 49

Pachycormidae 86
Pachyosteus 48
Palaeaspis 32
Palaeohatteria 142, 143
Palaeomastodon 240
Palaeoniscidae 79
Palaeoniscus 81
Palaeospondylus 39
Palaeosqualidi 59
Palaeostraci 31
Palaeotherien 241
Pantodontidae 89
Pantolambdidae 239
Pantolestidae 210
Paraelurus 229
Paranthropi 219
Parasuchia 163
Paratheria 180
Paraxonii 233
Pardosuchus 182
Pareiasauri 122, 137
Pariotychus 124
Passeres 179
Paviane 218
Pediculati 98
Pediomys 207
Pegasidae 94
Pelargomorphae 177
Pelomedusa 187
Pelomedusen 186
Pelosaurus 109
Pelycosauria 144
Perameles 209
Peramelidae 207
Percesores 94
Percidae 95
Perciformes 95
Percopsidae 92
Perennibranchiata 129
Periptychidae 238
Perissodactyli 240
Petromyzon 40
Petromyzontes 40
Phalangeridae 209
Phaneropleuridae 78
Phascolomyidae 209
Phenacodontidae 238
Phlyctaenaspis 46
Phocidi 229
Pholidophoridae 83
Pholidosauridae 164
Pholidosteus 45
Pholidoti 226
Phororhacos 175
Phractolaemidae 90
Phrynixalus 130
Phyllosomatidae 213
Physeteridae 231
Pinnepedii 227, 229
Pistosauridae 148
Pithecanthropus 220
Placentalia 198
Placochelys 151, 153
Placodermata 44
Placodonti 150
Placoidea 51
Placophori 225
Plagiosterni 109, 110
Plagiaulax 208
Plastomenidae 187
Platanistidae 231
Platychelys 185
Platyosteidae 48
Platyrhini 216
Platysomi 81
Platysternidae 187
Plectognathi 98
Plesiadapis 215
Plesiosauri 149
Pleuracanthus 60
Pleuraspidotheridae 238
Pleurodiri 185
Pleuronectidae 97
Pleuronectiden 97
Pliopithecus 220
Podicipes 179
Poliosauridae 144
Polyacrodus 57

Polycodus 215
Polycotylus 150
Polydactyli 239
Polymastodon 208
Polynemidae 95
Polyodonti 50, 51
Polyprotodontia 206
Polypteri 79
Polyrhizodus 57
Polysphenodon 146
Portheus 90
Postpubici 159
Potamogalidae 210
Praepubici 158
Pristerognathus 182
Pristidae 64
Pristiophoridae 62, 63
Proboscidii 239
Procellarii 179
Procolophonii 138
Prodicynodon 189
Proganochelys 184, 185
Proganosauri 139
Proglires 211
Promammalia 200
Proostea 70
Propolymastodon 209
Prosimiae 213
Proteles 228
Protelidae 228
Proterotheridae 245
Protodonti 205
Protoferi 227
Protopteri 78
Protorosauri 142
Protostegidae 93
Protosyngnathidae 93
Prototheria 199
Protriton 109
Psammodus 54
Psephurus 51
Psephodus 56
Pteranodon 166
Pteraspidi 33
Pteraspis 33
Pterichthyi 37
Pterichthys 38
Pterodactylus 165, 166
Pteropodidae 212
Pterosauri 165
Ptychodontidae
Ptychostei 46
Pycnodonti 84
Pyrosoma 22
Pyrotherii 244
Python 155
Pythonomorpha 154

Rajidae 64, 66
Ratitae 175
Raubtiere 227
Reptilia 131
Rhamphodus 50
Rhamphorhynchus 165, 166
Rheae 175
Rhinidae 61
Rhinobatidae 64
Rhinolophidae 213
Rhinoorontidae 241
Rhinoptera 58
Rhinoraji 64
Rhinosteus 48
Rhizodontidae 75
Rhombodus 58
Rhynchodonten 50, 51
Rhynchosauri 146
Rhytinidae 245
Rodentii 221
Ruminantii 234

Saccopharyngidae 91
Sagecephalus 189
Sagenodontidae 78
Salmonidae 90
Salpa 23
Salpi 22
Saurischia 158
Saurodontidae 90
Sauropoda 159
Sauropterygii 147
Scapanodon 182
Scaridae 95
Scelidosauridae 159
Scelidotherium 225
Schildkröten 183
Schimpanse 219
Schlankaffen 218
Schuppentier 226
Sciaenidae 95
Scincosauridae 118, 119
Sciurognathi 222
Sciuridae 222
Sclerocephali 110, 111
Sclerodermi 99
Scleroparei 97
Sclerosaurus 123, 124
Scombresocidae 95
Scombridae 95
Scombriformes 95
Scopelidae 92
Scorpaenidae 97
Scylaeosaurus 182
Scyllidae 63
Scylliolamnidae 63
Scymnosaurus 182
Seehunde 229
Seekühe 245
Selache 63
Selachii 55
Semionotidae 83
Serranidae 95
Siluridae 90
Simia 220
Simiae 216
Simoedosaurus 147
Simosauridae 148
Simplicidentati 221
Sirenii 245
Solenostomidae 94
Soricidae 210
Sparidae 95
Sphenisci 179
Sphenodonti 145, 146
Sphyraenidae 95
Spinacidi 62
Spitzmäuse 210
Springmaus 222
Squalodontidae 231
Squalus 62
Squatina 61
Stachelschwein 222
Statodonti 56
Stegocephala 101
Stegosauridae 161
Stephanoberycidae 92
Stereornithes 175
Stereospondyli 101
Stereosternum 139
Stomiatidae 90
Stromateidae 95

Struthiones 175
Stummelaffen 218
Sturii 51
Subungulati 239
Suidae 234
Suiformes 233
Symbranchii 91
Synaptobranchidae 91
Synascidii 21
Syndyoceras 236
Syngnathidae 94

Taeniodonti 224
Taeniosomi 98
Taligrada 239
Talpidae 210
Tamandua 225
Tamiodontia 199
Tapiridae 241
Tardigradi 224
Tarsii 215
Tarsius 214
Tarsipedidae 209
Tatusia 225
Taxeopoda 199
Teleoceras 241
Teleosauridae 164
Teleostea 87
Teleostomata 66
Temnospondyli 101
Testudinata 183
Testudinidae 187
Tetrabelodon 240
Tetragonuridae 95
Tetrapoda 100
Tetrodontidae 99
Thaliaceae 22
Thaumatosaurus 150
Thelodonti 36
Thelodus 36
Therapsidi 182
Theridomyidae 222
Therictoidea 200
Theriodontii 193
Therocephali 182
Theropleura 144
Thyestes 35
Thylaciniden 207
Thylacoleonidae 209
Tillodonti 223
Tillotherium 224
Titanosuchus 182
Tolypaspis 32
Tomistomidae 164
Torpedinidae 64, 65
Toxochelydae 187, 188
Toxodontii 244
Trachinidae 97
Trachyacanthi 52
Trachypteridae 98
Tragulidae 234
Trematapidi 34
Trematocephali 114
Trematosaurus 112
Triacanthidae 99
Triceratops 161
Trichechidae 229
Trichiuridae 95
Triconodon 205
Triconodonti 204
Triglidae 97
Triglyphis 208
Trigonolestidae 234
Triodontidae 99
Trionychii 187
Trirachodon 195
Trirostri 63
Trissopidae 83
Tritosternidae 187
Trituberculati 206
Tritylodon 208
Trogolemur 211
Trygonidae 59
Tubulidentati 237
Turbinares 179
Turnices 175
Tursiops 231
Tylosaurus 155
Typhlomolge 129
Typotherii 244

Udenodontidae 192, 193
Uintasorex 211
Undina 76
Unguiculata 198
Ungulati 237
Uranoscopidae 97
Urocordylidae 118
Urodela 129
Uronemi 77
Urosauri 118
Ursidae 229
Ursocanidi 229
Urwale 230

Vermilingua 225
Vespertilionidae 213
Vipera 155
Viverra 228
Viverridae 228
Vultur 177

Wale 230
Wiederkäuer 234

Xenarthri 224
Xiphactinus 89
Xiphiidae 95

Zahnwale 231
Zeaeformes 96
Zeuglodon 231
Zeus 96
Zoarcidae 97
Zygaena 64
Zygobatis 58

U. S. GEOLOGICAL
MAR 8 1912

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
W 35 Schöneberger Ufer 12a

Arten und Varietäten

und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen von **Hugo de Vries.** Ins Deutsche übertragen von Professor Dr. H. Klebahn. Mit 53 Textabbildungen. Geheftet 16 Mk., gebunden 18 Mk.

Das Problem der Befruchtungsvorgänge

und andere cytologische Fragen von **Prof. Dr. B. Němec,** Vorstand des pflanzenphysiologischen Institutes der k. k. böhmischen Universität Prag. Mit 119 Abbildungen im Text und 5 lithographischen Doppeltafeln. Geheftet 20 Mk., gebunden 23 Mk. 50 Pfg.

Leitfossilien.

Ein Hilfsbuch zum Bestimmen von Versteinerungen bei geologischen Arbeiten in der Sammlung und im Felde von **Professor Dr. G. Gürich.**

Erste Lieferung: **Kambrium und Silur.** Text: Bogen 1 bis 6 und Tafel 1 bis 28. Subskriptionspreis 14 Mk. 80 Pfg.

Zweite Lieferung: **Devon.** Bogen 7 bis 12 und Tafel 29 bis 52. Subskriptionspreis 14 Mk.

Kulturpflanzen und Haustiere

in ihrem Übergange aus Asien nach Griechenland und Italien sowie in das übrige Europa. Historisch-linguistische Skizzen von **Victor Hehn.** Achte wesentlich umgearbeitete Auflage, herausgegeben von **Prof. Dr. O. Schrader,** mit botanischen Beiträgen von **A. Engler** und **Ferd. Pax.** Geheftet ca. 14 Mk., in Halbfranz gebunden ca. 16 Mk. 75 Pfg.

Kleinasiens Naturschätze,

seine wichtigsten Tiere, Kulturpflanzen und Mineralschätze von **Karl Kannenberg.** Mit 31 Vollbildern und 2 Plänen. Groß-Oktav. In Leinen gebunden 14 Mk.

Ausführliche Prospekte gratis und franko

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
W 35 Schöneberger Ufer 12a

Beiträge zur Naturdenkmalpflege.

Herausgegeben von **Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Conwentz.** Band I mit 36 Textabbildungen und 1 Tafel. In Halbleder gebunden 13 Mk. 50 Pfg.

Band II, Heft 1: **Die erratischen Blöcke im Regierungs-Bezirk Danzig** von **Dr. R. Hermann** mit botanischen Beiträgen von **Prof. Dr. G. Lindau.** Mit 30 Textabbildungen und einer lithographischen Karte. Geheftet 3 Mk. 50 Pfg.

Band III: **Die Monographie des Plagefenn-Reservates** enthaltend, befindet sich im Druck.

Die Gefährdung der Naturdenkmäler und Vorschläge zu ihrer Erhaltung.

Denkschrift, dem Herrn Minister der geistlichen, Unterrichts- und Medizinalangelegenheiten überreicht vom **Geh. Regierungsrat Prof. Dr. H. Conwentz.** Vierte Auflage. In Leinen gebunden 2 Mk. 20 Pfg.

Die Heimatkunde in der Schule.

Grundlagen und Vorschläge zur Förderung der naturgeschichtlichen und geographischen Heimatkunde in der Schule von **H. Conwentz.** Zweite vermehrte Auflage. In Leinen gebunden 3 Mk. 50 Pfg.

Schutz der natürlichen Landschaft, vornehmlich in Bayern.

Nach einem Vortrag in der zu München am 1. Oktober 1906 abgehaltenen Jahresversammlung des Bundes Heimatschutz von **H. Conwentz.** Steif broschiert 75 Pfg.

Gedanken und Vorschläge zur Naturdenkmalpflege in Hohenzollern

von **Fürst Wilhelm von Hohenzollern.** Geheftet 80 Pfg.

Ausführliche Prospekte gratis und franko

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
W 35 Schöneberger Ufer 12a

Bibliothek für naturwissenschaftliche Praxis

herausgegeben von **Dr. W. Wächter.**

Bd. I: **Praxis der Linsenoptik** in einfachen Versuchen zur Erläuterung und Prüfung optischer Instrumente von **Dr. Wilhelm Volkmann.** Mit 36 Textabbildungen und 4 Tafeln. Taschenbuchformat. Gebunden 3 Mk. 50 Pfg.

Bd. II: **Anleitung zum praktischen Studium niederer Tiere** (Protozoa, Coelenterata, Vermes, Echinodermata) von **Dr. W. Schleip,** Privatdozenten an der Universität Freiburg i. Br. Mit 56 Textabbildungen. Gebunden 3 Mk. 50 Pfg.

Bd. III: **Die praktische Bodenuntersuchung.** Eine Anleitung zur Untersuchung, Beurteilung und Verbesserung der Böden mit besonderer Rücksicht auf die Bodenarten Norddeutschlands von **Prof. E. Heine.** Mit 25 Textabb. u. einer geolog.-agronomischen Karte. Gebunden 3 Mk. 50 Pfg.

Bd. IV: **Praktikum der experimentellen Mineralogie** mit Berücksichtigung der kristallographischen und chemischen Grenzgebiete von **Dr. Ernst Sommerfeldt,** Professor an der Technischen Hochschule zu Aachen. Mit 61 Textabbildungen und einer Tafel. Gebunden 4 Mk. 80 Pfg.

Die Bücher der „B. f. n. Pr." sollen dem Anfänger eine Anleitung zu praktischen Arbeiten auf allen Gebieten der Naturwissenschaft geben. Wenn auch die Elemente der einzelnen Disziplinen als bekannt vorausgesetzt werden, so wird doch das Bestreben der Mitarbeiter dahin gehen, durch Einfachheit der Darstellung und instruktive Abbildungen ihre Praktika für weitere Kreise nutzbar zu machen.

Im Interesse eines gründlichen Studiums werden in der „Bibliothek für naturwissenschaftliche Praxis" vielfach nur Spezialgebiete der einzelnen Disziplinen behandelt, da bei dem geringen Umfang der Bände eine Anhäufung des Lehrstoffes nur auf Kosten der Klarheit möglich wäre, wodurch die Praktika für den Selbstunterricht unbrauchbar würden.

Ausführliche Prospekte gratis und franko